Beiträge

zur

Morphologie des Skeletes der Dipnoer

nebst Bemerkungen über

Pleuracanthiden, Holocephalen und Squaliden.

Inaugural-Dissertation

der

Philosophischen Facultät Sect. II der Ludwig-Maximilian-Universität München

von

Karl Fürbringer.

Mit 38 Textfiguren.

Jena,
Gustav Fischer.
1904.

Beiträge

zur

Morphologie des Skeletes der Dipnoer

nebst Bemerkungen über

Pleuracanthiden, Holocephalen und Squaliden.

Inaugural-Dissertation

der

Philosophischen Facultät Sect. II der Ludwig-Maximilian-Universität
München

von

ACAD. LUGD BAT. BIBL.

Karl Fürbringer.

Mit 38 Textfiguren.

Jena,
Gustav Fischer.
1904.

Die Arbeit wurde am 30. October 1903 zur Censur eingereicht.

Dekan:

Obermedicinalrat Prof. **A. Hilger.**

Referent:

Prof. Dr. **R. Hertwig.**

Meinen lieben Eltern

gewidmet.

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitendes . . . . . 1 — 2

I. Die Knochen des Schädeldaches . . . . . 2 —10

a) Nasale . . . . . 2 — 3

b) Supraorbitalia . . . . . 3 — 5

Bemerkungen über die Genese der Schädeldachknochen 4—5.

c) Frontoparietale . . . . . 5 —10

Homologisirung des Frontoparietale der Dipneumones mit dem „Scleroparietale" des *Ceratodus* 5—6. Erster Versuch einer Erklärung der verschiedenen Lage beider Knochen 6. Unwahrscheinlichkeit der Nichthomologie beider Knochen 8. Zweiter Versuch eines Beweises ihrer Homologie 9.

II. Das Verhalten der Sinneskanäle zu den Schuppen und ihre Bedeutung für die Theorie der Belegknochen . . . . . 10—17

Oberflächliche Lage der lateralen Sinnesorgane bei den Dipneumones 11. Ausgeprägte Kanalbildung bei *Ceratodus*. Anordnung seiner Sinneskanäle 12. Bildung der verzweigten peripheren Kanälchen 12—13. Verschiedene Lage des Sinneskanals zu den Schuppen und ihre Erklärung. Hinfälligkeit der Angriffe auf HERTWIG's und GEGENBAUR's Theorie der Belegknochen 13—14. Verhältnisse des Sinneskanalsystems bei *Ctenodus obliquus* 15. Bemerkungen über die Beschuppung von *Ceratodus*. Concrescenzen von Schuppen 16. Eigenthümliche Lagerung der Schuppen am Kopfe von *Lepidosiren paradoxa* 17.

III. Die Bedeutung der Sinneskanäle für das Auftreten von Verknöcherungen . . . 17—21

a) Kleinere Verknöcherungen . . . . . 17—18

b) Auffassung des Submandibulare (Dentary) als Sinneskanalverknöcherung . . . . . 18—20

c) Suborbitalia und Postorbitale . . . . . 20—21

d) Bedeutung der Sinneskanalverknöcherungen der Dipnoer 21

IV. Die Genese des „Occipitale laterale" nebst Bemerkungen über den Aufbau des Occipitalabschnittes des Craniums . . . . . 22—29

Literatur 22. Eigene Untersuchung 22—29.

a) Auffassung der Occipitalia lateralia als Neuralbogen . . . . . 22—23

Seite

b) Ueber die metamere Stellung der das „Occipitale laterale“ repräsentirenden Neuralbogen . . . . . 23—26

Verhalten des Nervensystems 23—24. Ontogenetische Daten 25. Processus spinosi und Myosepten 25—26.

c) Bedeutung der Rückbildung des zweiten Neuralbogens . . . . . 26—27

d) Bedeutung der Neuralbogennatur des „Occipitale laterale“ der Dipnoer für ihre Stellung im System . . . . . 27—28

e) Das „Occipitale laterale“ der Dipnoer und die Definition des auximetameren Neocraniums . . . . . 28—29

V. Zur Deutung der „Kopfrippe“, Beiträge zur Kenntniss der Wirbelsäule und unpaaren Flosse . . . . . 29—34

a) Die „Kopfrippe“ . . . . . 29—32

Literatur 29. Fragestellung 29—30. Die „Kopfrippe“ der Dipneumones sitzt am „Occipitale laterale“, also an einem Neuralbogen. Erklärung des Fehlens einer Anzahl von Rippen hinter der Kopfrippe der Dipneumones 30—31. Die Kopfrippe nicht die erste Rippe 31.

b) Ueber Rippen und Wirbelsäule . . . . . 32—33

Ueber Wanderung von Rippen, sowie über die Beziehungen der Rippen zu den Hämalbogen. Das Vorkommen von ventralen Intercalarknorpeln.

c) Ueber den primären Zusammenhang des Skelets der unpaaren Flosse mit dem Axenskelet . . . . . 33—34

Der Beginn einer Discrepanz zwischen Flossenskelet und den zugehörigen Neuralbogen 34.

VI. Der Nackenstachel der Pleuracanthiden und die unpaaren Flossen der Selachier und Holocephalen . . . . . 34—55

a) Der Kopfstachel der Pleuracanthiden . . . . . 35—40

Literatur 35. Fragestellung 35. Der Kopfstachel kam nicht durch Wanderung auf das Cranium 36. Wirbelassimilation im occipitalen Theil des Craniums von Pleuracanthiden? 36—37. Vergleich mit Dipnoern 36. Vergleich mit Spinaciden etc. Holocephalen 37—39. Zurückweisung von Einwänden gegen die Flossenstachelnatur des Pleuracanthidenstachels 39—40.

b) Ueber die unpaaren Flossen der Squaliden . . . . . 40—55

1. Ueber die Pinnae der Notidaniden und von *Chlamydoselachus* . . . . . 40—43

Ihre Beziehungen zu denen der Spinaciden 40—42. Die unpaaren Flossen von *Chlamydoselachus* wesentlich anders als die der Notidaniden und viel primitiver 42—43.

2. Ueber die Abstammung der unpaaren Flossen der Haie vom Axenskelet . . . . . 43—47

Die Concordanz der Radienzahlen von Analis, Caudalis und Dorsalis mit der Zahl der axialen Skeletelemente bei *Chlamydoselachus* 44—45. Diese Concordanz ist eine primäre 45. Nachweis, dass die Analis bei *Chlamydoselachus* vom Axenskelet abgegliedert ist 45—46. Die Concordanzen bei den Holocephalen 47.

3. Die Gestalt der Einzelpinnae der Squaliden. Versuch einer Erklärung des Zerfalles der continuirlichen Flosse in Einzelpinnae . . . . . 47—49

Die hintere Einschnürung der Einzelpinnae. Ueber die Bedeutung der Heterocerkie 48. Beispiel der Holocephalen 48. Beispiel *Chlamydoselachus, Pristiurus* 49.

Seite

4. Ueber die Entstehung der Stachelflossen . . . . . 49—55

Ueber die Beziehungen der Placoidorgane zum Knorpelskelet bei *Rhina squatina* 50—51. Die vor den Stacheln der Spinaciden liegenden Radien 52. Einfluss der Stachelbildung auf die Anordnung der Muskulatur und den Bau des Knorpelskelets. Stachellose, Spinaciden, Cestraciontiden, Holocephalen 52—54. Liegen bei *Chimaera* vor dem Flossenstachel noch Radien? 55.

VII. Die sogenannten Lippenknorpel der Dipnoer und die Lippenknorpel der Selachier . . . . . 55—59

a) Dipnoer . . . . . 55—58

Literatur 55—56. Echte untere Lippenknorpel fehlen bei *Ceratodus*; die so gedeuteten Gebilde gehen von der Mandibel aus 56. *Ceratodus* wie den Dipneumones fehlen echte obere Lippenknorpel; die so gedeuteten Knorpel stammen vom Cranium ab 56—57. Die sogenannten unteren Lippenknorpel der Dipneumones stammen von der Mandibel ab. Nicht ganz auszuschliessen ist bisher, dass hintere und mittlere Verknorpelungen sui generis sind, die aber auch mit den Knorpeln der Selachier keinenfalls homolog sind 57.

b) Selachier . . . . . 58—59

Die kleinen Lippenknorpel der Notidaniden sind als rudimentäre und nicht als neu auftretende Elemente zu beurtheilen 58. Den Angaben von Reis 1897 über die Lippenknorpel der Selachier und Holocephalen, sowie über Kiemenstrahlenrudimente der Mandibel kann ich nicht beistimmen 58—59.

VIII. Die Kiemenbogen und einige Bemerkungen über Branchialmuskeln und Nerven . . . . . 59—66

a) Zahl der Kiemenbogen der Dipnoer . . . . . 59—64

Literatur 59—60. Versuch einer Erklärung für den als 1. Kiemenbogen des *Protopterus* gedeuteten Skelettheil 60—61. Der 1. Kiemenbogen von *Ceratodus* ist homolog dem 1. Kiemenbogen des *Protopterus* (den strittigen Skelettheil nicht mitgerechnet) 61. Dass bei *Ceratodus* und *Lepidosiren* ein Bogen hinter dem Hyoid ausgefallen wäre, widerspricht den thatsächlichen Verhältnissen 62—63. Es bestehen keinerlei Anhaltspunkte dafür, dass bei den Dipnoern vor dem N. IX ein segmentaler Nerv ausgefallen sei 63. Hinter dem 5. Kiemenbogen der Dipnoer ist kein weiterer nachweisbar 64. Bau der Kiemenbogen des *Ceratodus* 64.

b) Muskulatur der Kiemenbogen des *Ceratodus* . . . . . 64—65

Auf Grund ihrer Muskulatur liefern die Kiemen von *Ceratodus* den Beweis, dass die Kammkiemen von Septalkiemen abzuleiten sind 64—65.

c) Bemerkungen über Kiemenbogen und Radien der Selachier und Pleuracanthiden . . . . 65—66

IX. Der Opercularapparat und der Hyoidbogen . . . . . 66—71

a) Die Opercularia . . . . . 66—69

Die oberflächliche Lage der Opercularia bei *Ceratodus* ist als eine primitive aufzufassen etc. 67. Die Deutung dieser Knochen der Dipnoer als Opercularia ist berechtigt 68. Die unter den Opercularia der Ganoiden und Crossopterygier liegenden Knorpel 69.

b) Das Hyomandibulare . . . . . 69—71

Einleitung, Literatur 69—70. Den entscheidenden Beweis für das Vorhandensein eines Hyomandibulare liefert die Ontogenie 70—71. Kiemenstrahlenrudiment in der mittleren Strecke des Hyoids von *Ceratodus* 71.

X. Phylogenetische Erörterungen . . . . . 72—79

a) Verhältniss von *Ceratodus* zu den Dipneumones . . . . . 72—74

Seite

b) Verhältniss der recenten Dipnoer zu den fossilen . . . . . 74—76

Verschiedener Werth der Knochen für phylogenetische Folgerungen 75.

c) Zurückweisung einer Ableitung der Dipnoer von den Crossopterygiern . . . . . 76—77

d) Beziehungen der Dipnoer zu Pleuracanthiden, Squaliden und Holocephalen . . . . . 77—78

e) Beziehungen zu den Amphibien 79

Literatur . . . . . 80—82

Untersuchungen, die ich am Nervensystem von *Ceratodus* vornahm, lehrten mich, dass das Skeletsystem der Dipnoer trotz der vielfachen Bearbeitung, die es gefunden, noch keineswegs in vollkommener Weise bekannt ist, und dass namentlich die Deutungen der verschiedenen Forscher in sehr wesentlichen Punkten stark von einander abweichen. Ich wandte mich daher zunächst der Behandlung einiger das Skelet betreffenden Fragen zu.

Die Untersuchungen wurden im Zoologischen Institut der Universität München unter Leitung des Herrn Professor R. Hertwig ausgeführt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, demselben für die stete Anregung und Unterstützung meinen besten Dank zu sagen.

Das reiche Material von *Ceratodus* — die Untersuchung wurde an 5 Exemplaren vorgenommen — verdanke ich Herrn Professor R. Semon; derselbe hatte auch die Güte, mir die Durchsicht seiner zahlreichen Serien der *Ceratodus*-Entwickelung, sowie die Benützung zweier von ihm in dem Jahre 1896 gefertigter Modelle zu gestatten. Herr Professor Hertwig war so freundlich, mir die *Ceratodus*-Embryonen des Zoologischen Institutes, sowie einen *Protopterus* zur Verfügung zu stellen; auf seine Vermittlung hin hatte Herr Geheime Rath Möbius die Güte, mir einen ausgezeichnet conservirten *Protopterus* (5,5 cm Länge) des Stuhlmann'schen Materiales zur Bearbeitung zu überlassen. Ausserdem erhielt ich von Professor M. Fürbringer 3 Exemplare von *Protopterus* zur Untersuchung. Herrn Professor E. Haeckel verdanke ich die seltene Möglichkeit, einen *Lepidosiren* zu präpariren. Ferner standen der Vergleichung noch einige Skelete der Münchener zoologischen und der Heidelberger anatomischen Sammlung zu Gebote.

Die Untersuchungen an Selachiern wurden an Material, das ich der Freundlichkeit der Herren Professor Maurer in Jena, Fürbringer und Braus in Heidelberg verdanke, vorgenommen.

Auch die fossilen Formen konnten berücksichtigt werden. Herr Professor A. Fritsch gestattete mir bei einem Besuche des Museums des Königreichs Böhmen auf das bereitwilligste die Durchsicht des reichen, von ihm unter grossen Mühen gesammelten und präparirten Materiales, das er in seinem bekannten Werke „Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens“ beschrieb. Auch Herr Dr. Perner daselbst unterstützte mich auf das liebenswürdigste.

Allen genannten Herren sage ich für die Unterstützung meiner Untersuchungen den besten Dank.

Die Kenntnisse im Gebiete der Morphologie des Craniums verdanken wir hauptsächlich, was *Lepidosiren* anbetrifft, Bischoff; betreffs *Protopterus* Owen, Peters und der trefflich illustrirten Arbeit Wiedersheim's. Unser Wissen von *Ceratodus* endlich gründet sich besonders auf Günther's Monographie

1871 und HUXLEY's Aufsatz 1876. Auf die Entwickelung geht SEMON 1901 in seinen Normentafeln und im selben Jahre in der Arbeit über die Zahnentwickelung ein. Schon 1896 waren von ihm Modelle des Primordialcraniums älterer Larven (Stadium 46 und 48) angefertigt worden, die jedoch bisher keine Veröffentlichung fanden, mir aber vorlagen. 1902 macht SEWERTZOFF wichtige Angaben über die Entstehung des Primordialcraniums; die von ihm gegebenen Reconstructionen decken sich im Wesentlichen mit den nichtpublicirten SEMON's aus dem Jahre 1896.

Auf zahlreiche andere, zum Theil recht eingehende Arbeiten — ich erwähne hier nur noch die von BRIDGE 1898: „On the morphology of the scull in the Paraguyan *Lepidosiren* and in other Dipnoids" — werde ich erst im Text zu sprechen kommen. Eine kurze Notiz über eine Anzahl der hier folgenden Beobachtungen gab ich im Anatom. Anz., Bd. XXIV, 1904, p. 405—408.

Angesichts der zahlreichen Monographien und der leicht zugänglichen zusammenfassenden Darstellung BRIDGE's fällt für mich die Nothwendigkeit hinweg, ausführlicher auf alle Theile des Skeletsystemes einzugehen.

Ich wende mich vielmehr nur zur Behandlung derjenigen Fragen, die ich nicht im gleichen Sinne wie BRIDGE und frühere Untersucher beantworten kann.

Es sind dies, wie es die Stellung der Dipnoer mit sich bringt, Fragen von zum Theil über das Gebiet dieser Klasse hinausgehender Bedeutung, welche die eingehendere Behandlung rechtfertigen mögen.

Ich werde den Stoff in folgender Weise gliedern:

1) Die Knochen des Schädeldaches.
2) Das Verhalten der Sinneskanäle zu den Schuppen und ihre Bedeutung für die Theorie der Belegknochen.
3) Die Bedeutung der Sinneskanäle für das Auftreten von Verknöcherungen.
4) Die Genese des Occipitale laterale, nebst Bemerkungen über den Occipitalabschnitt des Craniums.
5) Zur Deutung der „Kopfrippe", sowie Beiträge zur Kenntniss der Wirbelsäule und der unpaaren Flosse.
6) Der Nackenstachel der Pleuracanthiden, nebst Bemerkungen über die unpaaren Flossen der Selachier und Holocephalen.
7) Die sog. Lippenknorpel der Dipnoer und die Lippenknorpel der Selachier.
8) Die Kiemenbogen und ihre Muskeln.
9) Der Hyoidbogen und Opercularapparat.
10) Phylogenetische Folgerungen.

Auf die Beigabe zahlreicher Figuren kann ich verzichten, da wir für alle drei Dipnoer schon eine grosse Anzahl zum Theil trefflicher besitzen. Siehe hier auch C. B. BRÜHL, Zootomie aller Thierklassen, Atlas, Lief. 16, 1880.

I. Die Knochen des Schädeldaches.

Die Dorsalseite des Schädels von *Lepidosiren* und *Protopterus* finden wir von 4 Knochen eingenommen; bei *Ceratodus* dagegen sind es deren 8.

a) Nasale.

Von diesen Knochen bietet der vordere unpaare (*nas* Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 1—4) der Deutung die geringsten Schwierigkeiten; man darf ihn als Nasale (dermal Ethmoid BRIDGE) auffassen. Seine Entstehung

dürfte wohl als eine unpaare anzusehen sein, da sich weder bei einem der ausgewachsenen Dipnoer[1]) noch bei einem Jugendstadium von *Protopterus* (5,5 cm) eine Naht auffinden ließ, weder in der Längs- noch in der Querrichtung, welch letzteres man bei der Entstehung aus Prämaxilla und Nasale (Owen) erwarten könnte. Auch bei *Ceratodus sturii* ist nach Teller 1891 der Knochen Taf. I ein einheitlicher; bei ihm wie bei *C. forsteri* und den Dipneumones, Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 2 u. 4 findet sich nur ein Ossificationscentrum. Ebenso deutet bei *Ctenodus obliquus* alles darauf hin, dass hier nur ein einheitlicher Knochen lag.

Halte ich somit die unpaare Beschaffenheit dieses Knochens bei den Dipnoern für eine primitive, so scheint mir doch der Vergleich Bridge's p. 329 mit dem unpaaren Knochen der Nasenregion des *Polypterus*, bei dem Vorhandensein auch eines paarigen Knochens in der Nasengegend dieses Crossopterygiers, nicht gesichert zu sein. Ein physiologisch als Nasale functionirender Knochen kann ebenso gut paarig wie unpaar angelegt werden. Auch der Vergleich mit *Coccosteus* ist keineswegs mit Sicherheit ausführbar, da hier das Nasale der Dipnoer sowohl der Prämaxilla wie dem Ethmoid verglichen werden könnte, wobei ersteres ein Zurückkommen auf die alten Deutungen von Bischoff bedeuten würde.

b) Supraorbitalia.

Grössere Schwierigkeiten boten der Deutung die paarigen Knochen *so* (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 1—4). Wir sehen in folgender Zusammenstellung, zu wie verschiedenen Resultaten die Forscher kamen. *Ceratodus*: Frontal bone (Günther, Miall, Jaquet), Inner lateral bone (Huxley), External Ectethmoid (Bridge), Endopleurotegmentale (Brühl), Sehnenknochen (v. Wijhe). — *Lepidosiren*: Jochbein (Bischoff), Superciliarknochen (Hyrtl), Suprategmentale (Brühl), Bridge wie oben. — *Protopterus*: Postfrontrale (Owen), Frontale incl. Frontale post. (Peters), Frontale (Cobbold), Supraorbitale (Huxley, Jaquet), Sehnenknochen (Wiedersheim), Suprategmentale (Brühl), Bridge wie oben.

Mit vollem Recht konnte Gegenbaur von diesem Knochen in seiner vergleichenden Anatomie, Bd. I, 1898, p. 360 sagen: „Wir vermögen ihn nicht sicher zu bestimmen, wenn es auch nicht an Namen für ihn fehlt."

Auch ich halte die Frage selbst nach der Arbeit von Bridge für nicht gelöst. Die Deutung Bischoff's als Jochbeine muss allerdings, wie das schon andere Forscher hervorhoben, sofort wegfallen. Und mit der Bezeichnung als Frontale und Postfrontale ist der Vergleichung nichts genützt. Peters' Deutung als Frontale incl. Frontale post. verlangte überdies den Nachweis einer Concrescenz aus zwei Stücken. Am vorsichtigsten drückt sich Huxley aus, indem er bei *Ceratodus* den Knochen inner lateral bone (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 1 *so*) nennt; jedoch scheint er mir einen verhängnissvollen Irrthum zu begehen, wenn er nun diesen Knochen, 1876, p. 39, nicht mit dem Supraorbitale von *Protopterus* vergleicht, vielmehr diesem den Knochen *t* (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 1) gleichstellt. Der Knochen *so* entspricht seiner ganzen Lage nach unzweifelhaft dem Supraorbitale, mit dem er die Verbindung mit dem Nasale und dem Pterygopalatinum theilt, während der Knochentheil *t* als oberer Theil des Squamosum dieser Beziehungen vollkommen entbehrt.

Ich kann daher nur Günther zustimmen, der die inneren paarigen Knochen der drei Fische einander gleichsetzt. Jedoch auch die Bezeichnung als „inner lateral bone" scheint mir, nachdem wir *Ceratodus sturii* kennen, sehr unzweckmässig, denn hier liegt der diesem Knochen von *C. forsteri* entsprechende gar

1) Es entbehrt daher jeder Begründung, wenn Huxley in seinem Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere, 1873, p. 143 sagt, es lägen vor dem grossen einzähligen Knochen zwei Nasenknochen.

nicht nach innen von dem „outer lateral bone“ HUXLEY's, vielmehr vor diesem. Aus demselben Grunde muss auch die Bezeichnung BRÜHL's „Endopleurotegmentale“ verlassen werden.

Als die wahrscheinlichste Ansicht über die Genese dieser Knochen dürfte bisher die von GÜNTHER 1871 angedeutete, von WIEDERSHEIM 1880 befürwortete Annahme der Entstehung aus einer Verknöcherung der den M. temporalis umhüllenden Fascie gegolten haben. Ihr hat sich auch v. WIJHE 1882 angeschlossen. BRIDGE dagegen nimmt einen abweichenden Standpunkt ein, indem er die oralen Theile als dem Ektethmoid resp. Präfrontale der Urodelen homologe Gebilde ansieht, während er es für sehr wohl möglich hält, dass der caudale Theil Sehnenknochen darstellte. Ich vermag der Ansicht des letzteren Forschers fürs erste nicht beizutreten, denn die ähnliche Lage eines Knochens genügt noch nicht, um seine Homologie darzuthun. Wir können es hier ebensowohl nur mit einer Convergenz zu thun haben (siehe darüber im Endabschnitt). Bei der immerhin recht entfernten Verwandtschaft der Amphibien mit den Dipnoern ist die grösste Vorsicht geboten; bei keinem der Dipnoer finde ich sichere Andeutungen, welche die Lehre BRIDGE's von der differenten Genese des oralen und caudalen Theiles unterstützen würden.

Demgegenüber nehmen, wie erwähnt, GÜNTHER, WIEDERSHEIM und VAN WIJHE eine einheitliche Entstehung als Sehnenknochen an. Sie werden zu dieser Annahme geführt durch die über dem M. adductor befindliche Lage jener Knochen. Man muss zugeben, dass diese Ansicht etwas für sich hat und leicht alle Schwierigkeiten aus dem Wege räumen würde. Jedoch wurden von ihren Urhebern keine Argumente aus dem Bau der Knochen zu ihren Gunsten vorgebracht. In der Absicht, solche beizubringen, untersuchte ich nochmals die Beziehungen dieser Knochen zu den Fascien, und in der That konnten, wie Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 4 zeigt, die einzelnen Fasern der Fascie bis in die Knochen verfolgt werden. Einen wesentlich differenten Bau des Nasale und der oralen Theile der Supraorbitalia gegenüber den caudalen Fortsätzen der letzteren konnte ich — abgesehen davon, dass, wie man aus der Figur ersieht, das Ossificationscentrum im oralen Theil liegt — nicht beobachten.

Auch bei *Ceratodus* stimmen die oralen und caudalen Theile untereinander und mit dem Nasale überein. Die Structur der Knochen ist eine ähnliche wie bei *Protopterus*. Ueberdies fand ich bei einem Exemplar am caudalen Ende der Supraorbitalia eine Ausziehung in einzelne lange Knochenstreifen; hier war scheinbar die Verknöcherung der Fascie nicht gleichmässig am ganzen Hinterrande fortgeschritten.

Man könnte erwarten, dass bei der Verknöcherung einer Fascie eine einheitliche flache Lamelle entstände. Es zeigt sich aber, dass dies nicht der Fall ist. Wir finden nämlich, dass gerade der „inner lateral bone“ (HUXLEY) der den Sehnenknochen WIEDERSHEIM's bei *Protopterus* zu homologisiren ist, nicht einheitlich ist, wie schon HUXLEY zeigte. Ich finde diese getrennte Verknöcherung als einen schuppenartig gestalteten Theil, der mit seinem Vorderrande und den seitlichen Partien den Knochen (*so*) bedeckt (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 1). Es ist somit hier eine Discontinuität gerade an einer Stelle, wo man bei Verknöcherung einer Fascie in Anbetracht des caudalwärts gerichteten Zuges der dorsalen Rumpfmuskulatur eine Continuität erwarten könnte. Auch an dem Frontoparietale (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 1 *fp*) fand BRÜHL 1880 (Taf. LXIV) getrennte Ossificationen im caudalsten Theile, die ein gleichartiges Verhalten, wie die eben erwähnten, zeigen.

Auch die Knochen *po* (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 1) des Schädeldachs von *Ceratodus* müssten wohl nach VAN WIJHE, wenn ich ihn recht verstehe, als Sehnenknochen angesehen werden. Ich erkläre sie p. 21 auf andere Weise.

Bei *Ceratodus sturii* (vergl. TELLER, Taf. I) scheinen keine sicheren Beweise mehr für eine Entstehung der Knochen aus Verknöcherungen der Fascie des dorsalen Rumpfmuskels zu bestehen. Hier wird das „Sehnenbein“ durch das Squamosum und das Frontoparietale vollkommen vom caudalen Rand des Schädels

ausgeschlossen; der Bau des Schädeldachs von *C. sturii* ist ein durchaus schuppiger. Bei *Ctenodus obliquus* ist dieser schuppige Bau so ausgeprägt, dass hier eine Erklärung des Schädeldachs aus Fascienverknöcherungen Bedenken begegnet; immerhin glaube ich, dass man angesichts der nahen Verwandtschaft zwischen *Ceratodus* und *Ctenodus obliquus* (vergl. Abschnitt 10) und angesichts der Thatsache, dass auch bei *Ceratodus* (vergl. oben p. 4) eine discontinuirliche Verknöcherung stattfindet, eine gleiche Genese auch für *Ctenodus obliquus* nicht von der Hand zu weisen ist.

Wie Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 4 zeigt, liegt bei *Protopterus* wie bei *Ceratodus forsteri* das Ossificationscentrum der Supraorbitalia in der Höhe der Orbita; das Gleiche gilt auch für die des *Ceratodus sturii* (vergl. TELLER's Textfig. 2—4).

Da ich demnach die Lage über der Orbita für die primäre ansehe, möchte ich den Namen Supraorbitale, welchen HUXLEY dem lang gestreckten Knöchen von *Protopterus* beilegte, der aber von späteren Autoren bekämpft und verlassen wurde, wieder aufnehmen. Und da ich im Einklang mit verschiedenen Forschern dieses Supraorbitale dem „inner lateral bone" für homolog erachte, auch auf diesen den Namen Supraorbitale ausdehnen.

c) Frontoparietale.

Die grössten Schwierigkeiten hat von jeher die Deutung des unpaaren Knochens von *Ceratodus* gemacht (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 1 *fp*). GÜNTHER deutete ihn als Scleroparietale und hielt ihn für eine Membranverknöcherung, die bei *Protopterus* und *Lepidosiren* nicht aufgetreten wäre. Mit dem unpaaren Knochen der Dipneumones (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 2—4 *fp*) sei er nicht zu vergleichen, da derselbe bei diesen, direct unter dem M. adductor mandibulae gelegen, dem Knorpel auflagere, während er bei *Ceratodus* vom Knorpelcranium durch diesen Muskel getrennt frei schwebe. Seiner Argumentation schloss sich HUXLEY 1876, p. 39 an und fügte hinzu: „and in other respects the parietofrontal of *Lepidosiren* is very unlike the „scleroparietal" of *Ceratodus*". Keiner der späteren Autoren hat sich gegen diese Anschauungen gewendet, die wir auch von BRIDGE 1898, p. 353 mit grosser Bestimmtheit ausgesprochen finden [1]).

Der abweichenden Gestalt der beiden Knochen kann ich im Einklang mit unseren heutigen morphologischen Anschauungen keine Bedeutung beimessen. Es wäre im Gegentheil erstaunlich, wenn die beiden Knochen, die sich jetzt unter ganz verschiedenen Bedingungen befinden, gleiches Aussehen bewahrt hätten. In der lateralen und ventralen Ausdehnung des Frontoparietale bei den Dipneumones geben sich Anpassungen für die Stützfunction des Knorpelcraniums zu erkennen. Hier sind sogar bei den so nah verwandten *Lepidosiren* und *Protopterus* bedeutende Differenzen eingetreten; ich erinnere nur an die Verbindung mit dem Parasphenoid bei *Lepidosiren*, von der bei *Protopterus* noch keine Spur zu finden ist. Bei *Protopterus* selber kann man bei verschiedenen Exemplaren die verschiedenste Ausbildung des Knochens constatiren. Bei mehreren kleineren Exemplaren fand ich, wie WIEDERSHEIM, das Frontoparietale vom Squa-

1) Wenn übrigens BRÜHL 1880, Taf. p. LXIV GÜNTHER vorwirft, er habe das „Scleroparietale" des *Ceratodus* dem Frontoparietale der Dipneumones verglichen, so entspricht das den Thatsachen nicht. Vielmehr hat GÜNTHER 1871, p. 524 sich ausdrücklich mit den gleichen Argumenten wie 9 Jahre später BRÜHL gegen eine solche Homologisirung ausgesprochen. BRÜHL weist jedoch diese Ansicht, die gar nicht vertreten war, nicht nur zurück, er gibt vielmehr 1880, Taf. p. LXI „wichtigstes 5" seine eigene: „Der eigenthümlichste Kopfknochen der amerikanischen und afrikanischen Form, Fig. 7, 8; *suteg* (auch mit *ju* und *su.orb* bezeichnet), der bis nun den Beschreibern so viel zu rathen gab, scheint mir durch den Befund bei der australischen Form, bei der er scheinbar fehlt, vollständig klargelegt; er ist das vollständige aber verkümmerte Analogon der mehreren bei *Ceratodus* das knorpelige Schädeldach, Fig. 1 und 6 *e.c.par.* und *chon.cra* bedeckenden Knochen, ibid.: *me.tg*, *en.pl.tg*, *ec.pl.tg*." Hierzu muss ich bemerken, dass diese Deutung theils nicht neu, theils nicht richtig ist. Nicht neu, denn gerade der von BRÜHL angegriffene GÜNTHER hat p. 523 das „Endopleurotegmentale" resp. Supraorbitale dem der Dipneumones verglichen. Nicht richtig, denn nach Bau und Lage der Supraorbitalia der Dipneumones ist es ausgeschlossen, dass in ihnen das „Ectopleurotegmentale" = oberer Theil des Squamosum oder in einem von ihnen das „Mesotegmentale" = „Scleroparietale" enthalten sei.

mosum durch eine breite Knorpelstrecke getrennt, dagegen bei einem grossen Exemplar von ca. 80 cm diesen Knorpeltheil auf einen schmalen Streifen reducirt, wofür man wohl nicht allein das Squamosum verantwortlich zu machen hat.

Was aber haben wir dann als Kriterium der Homologie dieser Skelettheile anzusehen? Die Lagebeziehungen zu anderen Theilen. Freilich nicht, wie das die bisherigen Autoren auf diesem Gebiete thaten, die Lage zu einem Muskel, denn die Ubiquität des Ansatzes eines solchen und die weitgehenden Transgressionen sind durch die Arbeiten zahlreicher Forscher erwiesen. (Ich selbst werde beim Opercularapparat auf einen dem jetzt zu behandelnden ganz parallelen Fall eingehen.) Wohl aber müssen hier den Ausschlag geben die Beziehung zu anderen Skelettheilen, denn die Knochen bilden hierin gegenüber den labilen Muskeln das constantere Element. Eine solche Beziehung sehen wir aber sowohl für das Scleroparietale wie das Frontoparietale in dem Anschluss an den caudalen Rand des Nasale gewahrt (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 1—4). Freilich findet sich bei *Protopterus* und *Lepidosiren* die Verbindung nicht so eng wie bei *Ceratodus* durch eine verzackte Naht bewerkstelligt, sie wird durch ein straffes Band ausgeführt. Ueberhaupt liegt der vordere Theil des Frontoparietale, namentlich bei *Lepidosiren*, nur in einem wenig tieferen Horizont als die Supraorbitalia, während allerdings caudal eine ganz beträchtliche Strecke sie trennt.

Wie aber gerieth ein so oberflächlicher Knochen, das „Scleroparietale", in eine so tiefe Lagerung, die es erlaubte, in ihm das Frontoparietale zu sehen?

Bei *Ceratodus* erhebt sich in der Mediane des Knorpelcraniums ein Kamm (s. GÜNTHER, 1871, Taf. XXXIV, Fig. 2 und meine Textfigur 2), zu dessen beiden Seiten bis weit lateralwärts der M. adductor mandibulae entspringt. Ausser am Primordialcranium setzt der erwähnte Muskel namentlich an den genannten drei Knochen an. Es ist nun ganz natürlich, dass die Function des Muskels bedeutend erhöht werden musste, wenn er nicht an einem frei unter dem Integument liegenden Knochen fixirt war, sondern an einem fest mit dem Knorpelcranium verbundenen. So konnte der Knochen in die Tiefe rücken. Schon bei *Ceratodus* finden wir den mittleren unpaaren Knochen in seinem caudalen Theil von den Rändern der paarigen gedeckt, und sein caudaler Rand ist nur noch durch eine dünne Muskelschicht vom Knorpeldach getrennt.

Bei *Lepidosiren* ist er schon auf dem Knorpelcranium angelangt, und die paarigen Supraorbitalia, die bei *Ceratodus* genau seitlich an ihn schliessen (Taf. XXXVII, XXXVIII), konnten sich, am Vorderende über ihn hinwegschiebend, einander bedeutend nähern (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 3). Bei *Protopterus* haben wir das Endstadium erreicht, hier sind nun die beiden Supraorbitalia am Vorderende in nicht unbeträchtlicher Länge zusammengetreten (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 2), und nur das Vorderende des Frontoparietale hat in seiner engen Beziehung zum Nasale etwas Ursprüngliches bewahrt. Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 4 von *Protopterus* stellt ein intermediäres Stadium zwischen Fig. 3 und 2 dar. Den scharfen, namentlich bei *Protopterus* besonders stark ausgebildeten Kamm in der Mittellinie des medianen Knochens könnten wir dann als eine spätere, durch den Adductor herbeigeführte Sonderung ansehen, wie etwa die Carina des Vogel- und Chiropterensternums; sie vertritt in vollkommener Weise die ehemalig knorplige Crista, welche sich bei *Ceratodus* findet. Auch an den knöchernen Cranien zahlreicher anderer Vertebraten besteht eine solche secundäre Crista. Ein Analogon fände sich überdies bei dem unteren Opercularknochen von *Protopterus* (vergl. Abschnitt 9). Der Adductor musste bei dem successiven Herabrücken des „Scleroparietale" auf der Unterseite des Knochens allmählich degeneriren resp. seine Bündel konnten von seiner Unterseite nach seinen Rändern und schliesslich auf seine Oberseite wandern. Leicht konnten auch Bündel von dem in oberflächlicher Lagerung gebliebenen Supraorbitalknochen auf die Oberfläche des nun dem Knorpel fest auflagernden Knochens überwandern.

Diese hier gegebene Art der Erklärung für die Lageveränderung des Frontoparietale muss als eine mögliche erscheinen, zumal da in den vordersten Theilen das Frontoparietale die Knorpelcrista des Craniums fast berührt. Ich werde jedoch p. 9 zeigen, dass noch eine andere Erklärung für eine solche verschiedene Lage der Frontoparietalia, die frühere Autoren für ausgeschlossen hielten, möglich ist. Und diese letztere ist für mich sogar die wahrscheinlichere.

Natürlich nahm dieser Knochen (*fp*) des gemeinschaftlichen Vorfahrens von *Ceratodus* und den Dipneumones einen nicht so breiten Raum ein wie das Frontoparietale (Scleroparietale der anderen Autoren) von *C. forsteri* und den Dipneumones. Bei den letzteren trat eine Entfaltung in der Breite erst nach dem Anschluss an das Knorpelcranium ein. Auch die Verbindung des Frontoparietale mit dem Nasale durch Sutur bei *Ceratodus* ist gegenüber der vermittelst Bandes bei den Dipneumones als eine secundäre anzusehen.

Bei *Ceratodus* findet sich in dem schmäleren Frontoparietale des *C. forsteri* wohl noch ein ursprünglicherer Zustand gegenüber dem mächtig verbreiterten von *C. sturii* und der breiten Centralplatte des *Ctenodus obliquus*. Ueberhaupt zeigen ja *C. sturii* und *Ctenodus obliquus*, obwohl sie dem Keuper und Permcarbon angehören, schon eine viel weitergehende Verknöcherung wie ihr recenter Verwandter. Die Anordnung der Knochen (Ausschluss der Supraorbitalia vom caudalen Schädelrande) dürfte jedoch (siehe schon p. 4—5) vielleicht als eine primitive anzusehen sein.

Man kann sich nun fragen: Ist wirklich *Ceratodus* um so viel primitiver wie die Dipneumones, dass sich daraus erklären lässt, warum wir erst so geringe Andeutungen eines Herunterrückens des medianen Knochens bei ihm finden? Der Grund hierfür muss meiner Ansicht nach darin gesucht werden, dass bei *Ceratodus* die Supraorbitalia durch ihre Verbindung mit dem oberen Theil des Squamosum (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 1 *t*) in Verbindung mit dem knorpligen Quadratum treten, das Knochendach demnach nicht nur mit seinem Vorderende festen Halt am Nasale findet, sondern auch hinten eine Stütze erhält. Somit ist für die Fixation des Ursprunges des Adductors genügend gesorgt. Anders ist es bei *Lepidosiren* und *Protopterus*. Hier finden wir die den Knochen *so* homologen Gebilde caudal und lateral frei enden, es fehlt eben ein dem Knochentheil *t* von *Ceratodus* analoges Gebilde. Dass eine secundäre Rückbildung dieses oberen Theiles des Squamosum ohne genügenden Ersatz eingetreten wäre, dürfte wohl auszuschliessen sein; eine für die Adductorfunction so vortheilhafte Einrichtung würde nicht rudimentär werden. Bei *C. sturii* ist die Verbindung des Squamosum mit dem knöchernen Schädeldach offenbar sogar schon eine innigere als bei *C. Forsteri*. Es musste also bei den Dipneumones eine andere Art der Fixirung des Adductorursprunges eintreten, und dies geschah durch Hinabrücken des medianen Knochens.

Dass die beiden seitlichen Knochen nicht auch herabrückten, erklärt sich daraus, dass sie neben der Verbindung mit dem Nasale — der einzigen, die dem Frontoparietale (Scleroparietale) des *Ceratodus* zukommt — noch eine sehr enge Beziehung zu den Pterygopalatina besitzen. Diese enge Verbindung wird durch einen absteigenden Knochenfortsatz des Supraorbitale und einen aufsteigenden des Pterygopalatinums herbeigeführt (siehe Taf. XXXIX, Fig. 27). Die hohe Bedeutung dieser Vereinigung erklärt sich daraus, dass bei *Ceratodus* nur durch sie die knöcherne Schädelbasis mit dem knöchernen Schädeldach in Verbindung tritt[1]). Es erhalten so die mächtigen Kauplatten ein knöchernes Widerlager von weiter Ausdehnung; andererseits ist die knorplige Schädelkapsel nun nach Ausbildung dieses knöchernen Schutzbalkens gegen Compression in ventro-dorsaler Richtung geschützt[2]). Diese enge Verwachsung verhindert also vollkommen ein Herabrücken der Supraorbitalia des *Ceratodus*. Ein solches Hinderniss besteht aber für das

1) Das Zusammentreten mit dem Squamosum ist nicht als eine Verbindung mit der Schädelbasis aufzufassen. Ueberdies dürfte dieser Zusammentritt erst secundär erworben sein, da er *Protopterus* noch fehlt und eine Rückbildung hier auszuschliessen ist.

2) In den genannten Functionen muss ich die Hauptbedeutung dieser perpendiculären Fortsätze sehen.

Frontoparietale nicht[1]). Die hohe Bedeutung der Vereinigung der Supraorbitalia mit der Schädelbasis wird bei den Dipneumones geschmälert dadurch, dass sie nun nicht mehr die einzige bleibt, vielmehr ein sehr wichtiger Anschluss des Frontoparietale an das Parasphenoid eintritt, wodurch es indirect vermittelst der Verbindung des letzteren mit dem Pterygopalatinum auch diesem Halt verleiht. Dank der oralen Lage der Vereinigungsstelle der Supraorbitalia mit den Pterygopalatina, bleiben erstere als directes Widerlager der Zähne aber immer noch von Bedeutung und sind andererseits gegen eine Verschiebung genügend fixirt.

Für eine solche Verschiebung nach unten, ein Herabrücken, fehlen überdies die nöthigen Vorbedingungen, denn an den Supraorbitalia nimmt der dorsale Rumpfseitenmuskel bei den Dipneumones mit einem sehr grossen Theil seiner Fasern Ansatz (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 4). Dieser braucht wegen seiner Wirkung in der Längsaxe nur eine Fixation seines oralen Ansatzes, die in der Verbindung der Supraorbitalia mit dem Nasale gegeben ist. Zugleich verhindert sein in der Horizontale caudalwärts wirkender Zug eine Verschiebung der betreffenden Knochen aus der horizontalen Richtung. Der in der Queraxe wirkende Adductor bedarf dagegen einer ganz anderen Fixation.

Der Grund dafür, dass der Adductor nicht seine primäre Ansatzstelle am Knorpel rein beibehält, ist einmal im Platzmangel, dann aber vielleicht auch darin zu suchen, dass er seine Insertion zum grossen Theil an Knochen (Processus muscularis mandibulae) nimmt und dass eine gleiche Beschaffenheit der Ursprungsstelle wohl zweckmässig sein dürfte. Ob hierin eine allgemeine Erscheinung besteht, dass der Erwerbung einer knöchernen Ursprungsstelle eine gleiche Differenzirung an dem anderen Muskelende entspricht, kann jetzt nicht erörtert werden.

Wenn ich so das Frontoparietale der Dipneumones von dem Scleroparietale GÜNTHER's ableitete, so glaubte ich damit zugleich die Forderung GEGENBAUR's, dass es eine Hauptaufgabe der Morphologie sei, ein Gebilde auf ein anderes bekanntes zurückzuführen, zu erfüllen. Jene Forscher, die das nicht thaten, haben, wie mir scheint, gerade in ihrer grossen Vorsicht Irrthümer begangen. Die Annahme, dass das Frontoparietale der Dipneumones bei *Ceratodus* kein Homologon besitze, beraubt diesen Dipnoer des wichtigsten Knochens des Schädeldaches. Es wäre dieses Fehlen um so wunderbarer, da *Ceratodus* ja sonst in allen Skelettheilen eine überaus grosse Uebereinstimmung zeigt, und jeder Knochen und Knorpel, auch die unbedeutendsten, bei ihm ein Homologon finden.

Andererseits müssen wohl diese Forscher, gesetzt die Annahme der Entstehung der Knochen aus Sehnen ist richtig, den mittleren Knochen des *Ceratodus* bei den Dipneumones spurlos verschwinden lassen, was bei einem für den Adductoransatz so wichtigen Bestandtheil unbegreiflich wäre.

Schliesslich aber ergiebt sich, dass auch mit der Lage unter dem Adductor ein sehr zweideutiges Argument gegen die Homologisirung eingeführt worden ist, denn der Frontoparietalknochen, als ein echter Belegknochen, muss vom Integument eingewandert sein. Auf seinem Wege zum Knorpel lag aber der Adductor; es hat demnach in der Phylogenese dieses Knochens ein Stadium gegeben, das genau dem entspricht, welches wir noch bei *Ceratodus* erhalten finden, nur mit dem Unterschied, dass hier der Knochen breiter wie bei dem gemeinsamen Vorfahr ist.

Die Verlagerung des Frontoparietale (Scleroparietale der anderen Autoren) von *Ceratodus* kann übrigens auch nach einem anderen Modus vor sich gegangen sein, als ich ihn auf p. 6 schilderte. Man

---

1) Die Verbindung des Frontoparietale mit den Supraorbitalia ist bei *Ceratodus forsteri* eine sehr wenig innige. Caudal sind sie noch getrennt, bei *Ceratodus sturii* und wohl auch *Ctenodus obliquus* ist mit der stärkeren Verknöcherung eine weit engere Vereinigung aufgetreten. *Ceratodus* dürfte sich vom Ausgangspunkt, wo die Knochen noch von einander getrennt waren, nicht allzu weit entfernt haben. Der von BRÜHL l. c. abgebildete *Ceratodus*-Schädel zeigt erst die Anfänge eines Zusammentretens dieser Knochen.

kann annehmen, dass der über dem M. adductor gelegene Knochen (Textfig. 1, Schema I) um diesem Muskel eine festere Ansatzfläche darzubieten, eine Crista ausbildete (Schema II); sobald diese Crista auf dem Knorpelcranium anlangte (Schema III), trat mit dem Anschluss eine Verbreiterung ein (Schema IV); die obere horizontale Lamelle konnte successive degeneriren (Schema II—V).

Der ehemals über dem Muskel befindliche Theil des Frontoparietale der Dipneumones braucht nicht so breit gewesen zu sein, wie die Schemata es angeben, er kann vielmehr im wesentlichen auf die Medianlinie beschränkt gewesen sein. Ein solcher Zustand muss aber bei *Ceratodus* auch bestanden haben, denn das Ossificationscentrum seines Frontoparietale liegt auch in der Mediane. Während bei *Ceratodus* die Ossification im horizontalen Sinn weiterschritt, bewegte sie sich bei den Dipneumones in perpendiculärer Richtung. Ueberhaupt scheint bei den Dipneumones eine höhere Tendenz zur Verknöcherung in perpendiculärer Richtung zu bestehen. Wie Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 2 zeigt, geht von den Supraorbitalia eine Crista senkrecht in ventraler Richtung ab; an ihr setzt reichliche Muskulatur an. Hier haben wir einen Zustand, wie er auf Textfig. 1, Schema II verlangt ist.

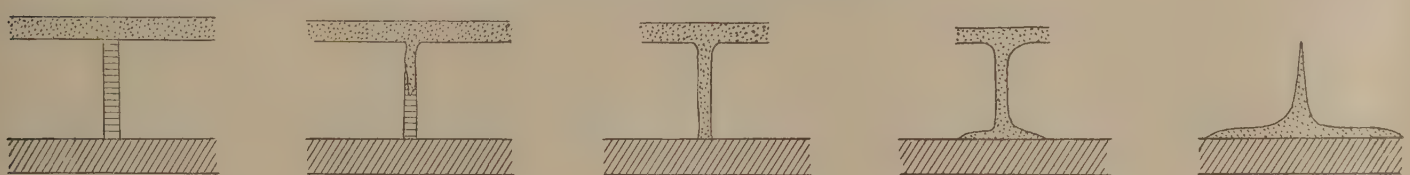


Fig. 1. Schemata der Ableitung des Frontoparietale der Dipneumones von dem des *Ceratodus*. Punktirt der Knochen, schräg gestrichelt der Knorpel, horizontal schraffirt das bindegewebige Septum. Schema I entspricht den Verhältnissen bei *Ceratodus*, Schema V denen bei den Dipneumones.

Der thatsächliche Befund bei *Ceratodus* ist einer solchen Ableitung nicht ungünstig. Wenn man von einem Dipnoerkopf dorsal Schuppen und Bindegewebe entfernt und das knöcherne Schädeldach freilegt, so findet man in der Mittellinie des Frontoparietale einen hellen Streifen verlaufen. Sieht man näher zu, was dieser bedeutet, so ergiebt sich, dass er dadurch hervorgebracht wird, dass durch den äusserst dünnen Knochen die Trace des bindegewebigen Septums zwischen den beiden Adductores mandibulae, welches von der Knorpelcrista des Craniums zum Frontoparietale zieht, sichtbar ist. (Siehe im Querschnitt Textfig. 2; diese entspricht genau dem Schema I. Um Schema III hervorzubringen, bedürfte es nur der Verknöcherung dieses Septums.)

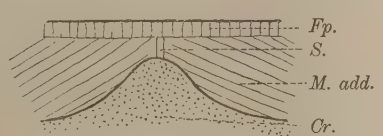


Fig. 2. Querschnitt durch Frontoparietale, Mm. adductores und Theil des Knorpeldaches des Schädels von *Ceratodus forsteri*. Die Bedeutung der Schraffirung ist die gleiche wie auf voriger Figur. *M. add.* Musculus adductor mandibulare, etwas schematisch. *Fp.* Frontoparietale, *S.* Septum, *Cr.* Cranium.

Ob nun diese oder die p. 6 gegebene Erklärung gilt, im Princip wird nichts geändert. Für den unter dem Muskel gelegenen Knochen besteht in jedem Falle der gleiche Ausgangspunkt wie für den superficiellen. Ich ziehe die hier gegebene Erklärung der auf p. 6 vor, weil sie einfacher ist.

In folgender Zusammenstellung habe ich den gegebenen Erörterungen Rechnung getragen.

Wenn ich die Bezeichnung Frontoparietale Wiedersheim, Bridge adoptire, so verstehe ich darunter fürs erste nur einen rein regional-anatomischen Namen. *Ceratodus*: Scleroparietale (Günther, Bridge, Jaquet), Posterior median bone (Huxley), Frontoparietale (K. Fürbringer). *Protopterus* und *Lepidosiren*: Parietale-Frontale (Owen), Parietale (Peters, Cobbold), Frontoparietale (Hyrtl, Bischoff, Huxley, Wiedersheim, Bridge, Jaquet, K. Fürbringer), Frontale (Gegenbaur).

Die geringe Bedeutung der Supraorbitalia von *Protopterus* und *Lepidosiren* (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 2—4) gegenüber denen des *Ceratodus* (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 1) kann nicht wunderbar erscheinen; es findet hier ein Vicariiren statt. Das nicht sehr bedeutende Frontoparietale des *Ceratodus* ersetzt bei den Dipneumones die Supraorbitalia in der Function eines dorsalen Panzers des Schädels, ferner beraubt es sie durch seine Verbindung mit dem Parasphenoid und dem Pterygopalatinum (direct bei *Lepidosiren*) ihrer Bedeutung als einziges knöchernes Widerlager der Schädelbasis. Da auch das Squamosum nicht wie bei *Ceratodus* mit den Supraorbitalia, sondern mit dem Frontoparietale (*Lepidosiren*) eine Verbindung eingeht[1]) und der Adductor nicht an ihnen seinen Ansatz nimmt, so bleibt dem Supraorbitale neben seiner bedeutend beeinträchtigten Function als directes Widerlager der Kauplatten (siehe Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 3) nur noch die als Ansatzstelle des dorsalen Rumpfmuskels. Bei der nachweisbaren Degeneration von dessen oralen Myomeren und der Assimilation von Wirbeln im caudalen Schädelbereich muss auch diese letzte Function mehr und mehr an Bedeutung verlieren, die Supraorbitalia sind dem Untergang geweiht. Wir sehen hier ein lehrreiches Beispiel einer Herausdifferenzirung einer geringeren Anzahl von Knochen mit höherer Dignität aus einer grösseren Anzahl mehr indifferenter Knochen. Ein Vorgang, der für die Ableitung der recenten Amphibien von den Stegocephalen von verschiedenen Forschern angenommen wird, lässt sich hier direct nachweisen.

II. Das Verhalten der Sinneskanäle zu den Schuppen und ihre Bedeutung für die Theorie der Belegknochen.

Im Vorhergehenden hatte ich darauf hingewiesen, dass die Frage, ob wir es in den Schädeldachknochen der Dipnoer mit Sehnenverknöcherungen zu thun haben, für die recenten Dipnoer im positiven Sinne zu beantworten ist. Ich möchte jetzt die Möglichkeit einer Entstehung aus einer anderen Quelle besprechen.

Nach den Arbeiten von Gegenbaur und O. Hertwig (1874, 1876, 1879) dürfen wir im Allgemeinen die Belegknochen als aus Zähnen oder Schuppen hervorgegangen ansehen. Diese Anschauungen wurden von vielen Forschern angenommen und namentlich 1898 von Gegenbaur im weitesten Umfang vertreten. Andererseits wurden jedoch auch manche Angriffe auf diese Theorie gemacht, und da sich einer dieser auf die Verhältnisse bei den Dipnoern stützt, dürfte es nahe liegen, hier kurz darauf einzugehen.

Van Wijhe (1882, p. 94) sieht darin, dass die Sinneskanäle bei *Ceratodus* über den Knochen des Schädeldachs liegen, einen Grund gegen Hertwig's Hypothese. Die Knochen, sagt er, hätten bei ihrem Herunterrücken den Kanal, der nach seiner Angabe an der Innenfläche der Schuppen liegen soll, mitnehmen müssen; dies sei aber in Wirklichkeit nicht zu beobachten.

Nun ist es in der That ja richtig, dass die Ganoiden, wie *Acipenser*, *Spatularia*, *Lepidosteus*, *Amia* und *Polypterus*, ebenso wie viele Teleostier ihr Sinneskanalsystem in den Knochen gelagert haben, und da von vielen Forschern für die Dipnoer eine enge Verwandtschaft mit den Ganoiden, ja sogar (Dollo, 1895, p. 105—110) eine Descendenz von den Crossopterygiern (siehe hierüber Abschnitt 10) angenommen wird, so könnte sich darauf der Anspruch gründen, auch den Dipnoern müsse ein solcher Einschluss der Kanäle zukommen.

Von Allis wurde 1889 für *Amia* nachgewiesen, dass in der ontogenetischen Entwickelung ursprünglich der Sinneskanal den Knochen aufliegt und erst secundär durch das externe Wachsthum desselben in ihn hineingelangt. Auch die Ontogenese der Teleostier ergiebt das gleiche Resultat. Die folgenden Zeilen sollen zeigen, dass eine solche Mitnahme der Kanäle, die Van Wijhe für eine Nothwendigkeit er-

1) Bei *Protopterus*, wo das Squamosum noch isolirt liegt, dürfte hierin noch ein primitiver Zustand gewahrt sein.

klärte, bei einer Zurückführung der Schädeldachknochen des *Ceratodus* auf Schuppen nicht nur nicht nöthig, sondern sogar unmöglich war.

Mag man die oberflächliche Lage der Seitenorgane (sie sind nur theilweise in Kanäle eingebettet), wie sie sich bei *Protopterus* und *Lepidosiren* findet, als eine ganz primitive Stufe, wie wir sie ähnlich bei *Chimaera* gewahrt finden, auffassen oder mag man sie mit SEMON (1901, p. 3—4) als das Verharren eines rudimentären Organes auf einer tieferen Entwickelungsstufe ansehen, die Thatsache, dass bei den Dipneumones die Lage eine ganz oberflächliche ist und dass die Organe niemals unter eine Schuppe tauchen, ist jedenfalls gesichert. Ich konnte das sowohl am ausgewachsenen *Protopterus* und *Lepidosiren* wie auch an einer Querschnittsserie eines *Protopterus* von 5,5 cm Länge mit schon stark entwickelter Beschuppung feststellen. An manchen Stellen lagerten die Endhügel eng den Schuppen auf; nirgends aber konnte ich eine Durchbohrung einer solchen beobachten. Ein eigentlicher Kanal besteht bei *Protopterus* nur streckenweise am Kopf (Textfig. 3), so namentlich in der Supraorbitallinie und der diese mit der Gabelstelle der Infraorbital- und Labiallinie verbindenden Strecke, sowie in dem zum Anfange der eigentlichen Seitenlinie[1]) führenden Theil.

Eine Beobachtung, die sich mir bei der Vergleichung von drei erwachsenen Exemplaren ergab, scheint mir dafür zu sprechen, dass diese Einbettung in die Kanäle nicht das primäre Verhalten, sondern vielmehr einen späteren Erwerb vorstellt. Beim *Protopterus* von 5,5 cm fand ich die Sinnesorgane alle oberflächlich. Bei einem Exemplar von ca. 41 cm Länge sind die Kanäle an den vorerwähnten Stellen schon ausgebildet. Auf der Strecke (*m* Textfig. 3) finden wir bei diesem Exemplar 5 Oeffnungen, auf der Strecke (*C. l*) 3 Oeffnungen. Bei einem Exemplar von ca. 52 cm Länge bestand in allem vollkommene Uebereinstimmung; nur war die Strecke (*m*) des Kanals verlängert und noch ein 6. Porus hinzugetreten. Ebenso verhielt sich die Strecke (*C. l*); hier hatte sich der Kanal caudalwärts ausgedehnt und dadurch der Linie (*r*) sehr bedeutend genähert, und es war noch eine 4. Oeffnung hinzugetreten. In der gleichen Weise konnte ich bei einem Exemplar von ca. 64 cm an den betreffenden Stellen 6 resp. 4 Oeffnungen nachweisen.

Fig. 3a.

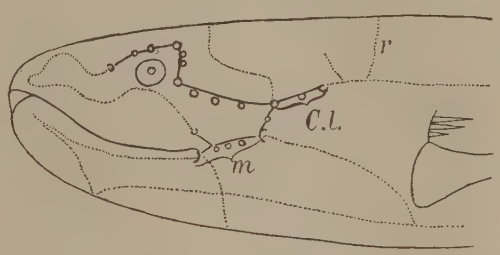
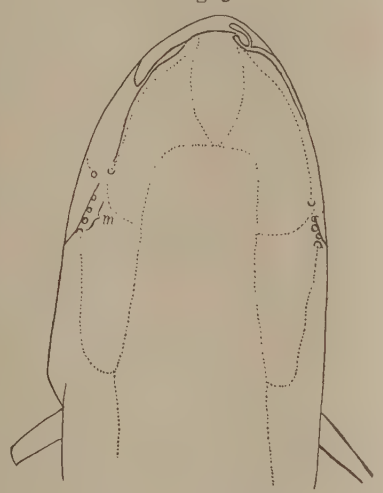


Fig. 3a. *Protopterus annectens.* Seitenansicht der Sinneskanäle am Kopf. Vergr. ca. 2:3.

Fig. 3b. Ventralansicht der Sinneslinie. Vergr. ca. 2:3.

Fig. 3b.



Finden wir bei den Dipneumones keine Kanäle oder doch nur in geringem Umfange entfaltete, so unterscheidet sich darin *Ceratodus* bedeutend. Schon VAN WIJHE hatte 1882, p. 93 u. 94, den Verlauf der Hauptkanäle beschrieben. Da er aber keine Abbildungen gab, sind seine Befunde so in Vergessenheit gerathen, dass selbst ein so genauer Kenner der Dipnoerliteratur wie R. SEMON 1901, p. 4 betreffs der Kanäle bemerkte: „Die Entscheidung, ob sie sich bei älteren Exemplaren von *Ceratodus* ausbilden, muss weiterer

1) Es sei bemerkt, dass ich bei *Protopterus* ausser der eigentlichen Seitenlinie noch zwei andere, eine dorsale und ventrale, in ganz ähnlicher Lagerung wie die von GÖLDI für *Lepidosiren* abgebildeten beobachtete, die auch ähnliche Verhältnisse wie die von SEMON (1901, p. 3 u. 4) bei *Ceratodus*-Embryonen beschriebenen erkennen lassen. Von diesen zeigt die ventrale, deren Anfang auf Textfiig. 3b sichtbar ist, einen ziemlich regelmässigen Verlauf, während die dorsale aus vielen einzelnen Stücken besteht, die nur unter der Rückenflosse ein linienähnliches Gebilde vorstellen.

Untersuchung vorbehalten werden." Ich habe das Sinneskanalsystem von *Ceratodus*, Taf. XL, XLI, Fig. 30 und Textfig. 4 abgebildet. Der wesentliche Unterschied von den Dipneumones besteht darin, dass Strecken des die Schuppen durchbohrenden Kanals unter deren caudalem Abschnitte liegen; nur der Supra- und Infraorbitalkanal sowie Mandibular- und Labialkanal befinden sich bis auf die am meisten caudale Strecke des erstgenannten direct unter der Haut, da hier die Schuppen fehlen. Die Vertheilung der im Gegensatz zu *Protopterus* nur aus geschlossenen Kanälen bestehenden Sinneslinien ist annähernd die gleiche wie bei den Dipneumones (vergl. Taf. XL, XLI, Fig. 30 und Textfig. 4 mit Textfig. 3 *a* u. *b*). Ein Unterschied scheint darin gegeben zu sein, dass, wie ich eine Vermuthung Van Wijhe's, 1882, p. 93 bestätigend mit Sicherheit beobachten konnte, über dem Nasale eine Communication der beiderseitigen Supraorbitalkanäle stattfindet. Dagegen konnte ich eine Communication der beiderseitigen Kanäle der Unterlippe, von der Van Wijhe (p. 94) spricht, nicht nachweisen, vielmehr nur eine solche mit dem Mandibularkanal (Taf. XXXIX, Fig. 30), womit sich *Ceratodus* in eine Linie mit den Dipneumones stellt.

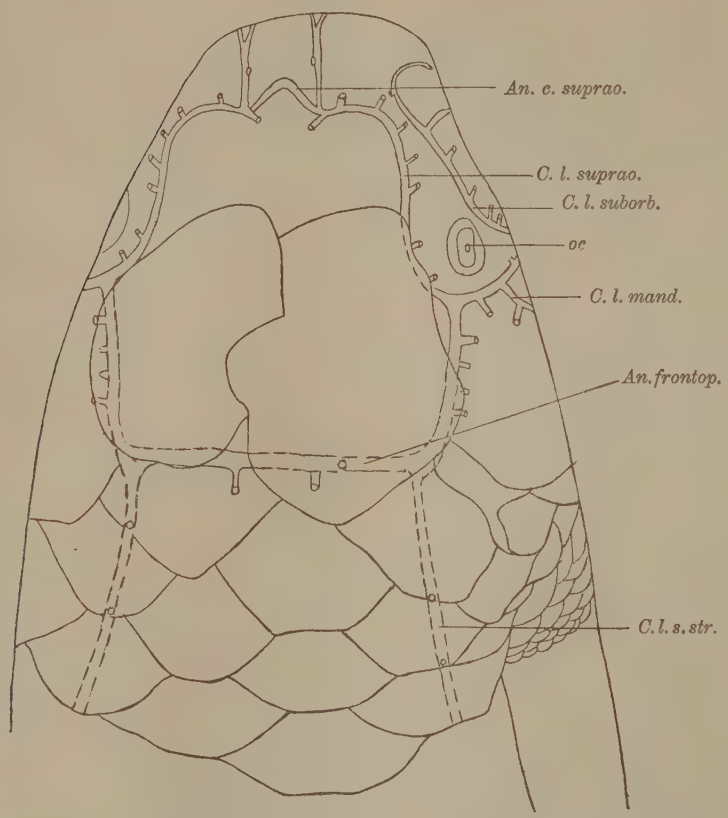


Fig. 4. *Ceratodus forsteri*. Sinneskanalsystem. Dorsalansicht. *An. c. suprao.* Anastomose der Supraorbitalkanäle, *C. l. suprao.* Canalis lateralis supraorbitalis, *C. l. mand.* Canalis lateralis mandibularis, *An. frontop.* Frontoparietale Anastomose, *C. l. s. str.* Canalis lat. sensu strictiori, *C. l. suborb.* Suborbitalkanal, *oc.* Auge. Nat. Gr.

Mit der Entwickelung eines unter der Haut liegenden Kanalsystems ist es auch zur Ausbildung zuführender Kanäle gekommen. Die Abgangsstellen der Primärkanälchen, die den „Unbranching tubes" Allis (1889, p. 495) bei *Amia* entsprechen würden, wurden (Taf. XXXIX, Fig. 30 und Textfig. 4) abgebildet. Es ist jedoch, ebenso wie bei *Amia*, nicht bei der Ausbildung unverzweigter Kanäle geblieben, vielmehr kommt in ganz ähnlicher Weise wie bei *Amia* eine Verzweigung in eine grosse Zahl feinster Kanälchen zu Stande, über deren Bildung schon das Verhalten der Poren an der Oberfläche Aufschlüsse giebt. Den Verlauf der Entstehung zweier Poren aus einer Pore resp. zweier Kanälchen aus einem kann man in Taf. XL, XLI, Fig. 34, auf der verschiedene Stadien zusammengestellt wurden, erkennen. Schon mit blossem Auge, sehr gut aber mit schwacher Lupenvergrösserung erkennen wir in der Epidermis ein Loch, um das sich ein wenig erhabener, pigmentfreier Wall erhebt (1). Bei 2 ist die Oeffnung aus der runden in die ovale Form übergegangen. Stadium 3 zeigt ein Längsoval; der eine Umgrenzungswall buchtet sich etwas, das Oval in der Mitte seiner Längsaxe einengend, vor. In Stadium 4 sind von beiden Seiten solche Einbuchtungen erfolgt, so dass die längsovale Oeffnung Bisquitform angenommen hat. Stadium 5: die beiden eingebuchteten Wallstrecken haben sich gerade vereinigt. Stadium 6: vollkommene Verschmelzung; wir haben zwei vollkommen getrennte Poren vor uns, deren ur-

sprüngliche Zusammengehörigkeit sich nur noch durch die pigmentfreie Trennungsstrecke documentirt. Stadium 7: die beiden Poren sind weiter auseinandergerückt und durch eine Strecke pigmentirter Haut von einander getrennt. Man sieht, es besteht hier eine vollkommene Parallele zu der von ALLIS p. 466 u. 467 beschriebenen Bildung der Surface pores bei dem Ganoiden *Amia*. Auch der weitere Verlauf der Theilung ist bei *Ceratodus* und *Amia* ein so ähnlicher, dass ich hier nicht darauf einzugehen brauche; bemerkt sei nur, dass an manchen Stellen der Haut, so über den beiden grossen den Kopf bedeckenden Schuppen, neben den erwähnten mit blossem Auge sichtbaren Poren noch viel feinere, nur mit relativ starken Lupenvergrösserungen deutlich erkennbare Poren existiren (s. Taf. XL, XLI, Fig. 35). Die Zahl der Poren bei den einzelnen Individuen ist Schwankungen unterworfen, was ja leicht daraus verständlich wird, dass diese secundären Poren den jüngsten, noch in der Bildung begriffenen Bestandtheil des Kanalsystems vorstellen. Im Allgemeinen liegt die grössere Anzahl der über Schuppen befindlichen Poren lateral von einer durch die Längsaxe einer Schuppe gezogenen Linie.

Was nun die Lage des Hauptkanals selber zu den Schuppen anbetrifft, so befindet er sich, wie erwähnt, theilweise unter diesen. Es erhebt sich die Frage: wurde diese Lage erworben dadurch, dass Kanäle, die unter den Schuppen lagen, sich gegen diese so verschoben, dass sie sie durchbohrten und theilweise über sie geriethen [1]), oder lagen die Kanäle primär über den Schuppen und geriethen secundär unter diese, oder aber fand primär eine Umwachsung des Kanals durch die Schuppe statt?

Bei Bejahung der ersten Frage würde die Möglichkeit einer Mitnahme der Kanäle durch ehemalige Schuppen, die nach HERTWIG's und anderer Ansicht die Belegknochen gebildet hätten, nicht abzuleugnen sein, und der Einwand VAN WIJHE's würde als kein unberechtigter erscheinen. Es dürften jedoch die thatsächlichen Befunde entschieden der zweiten Annahme das Wort reden. Es findet sich nämlich das Durchbohrungsloch nicht immer in der Mitte der Schuppenlängsaxe, und wenn man die verschiedenen Befunde ordnet, erhält man die in Textfig. 5 abgebildete Reihe [2]). Es kann nun diese Reihe sowohl im Sinne der ersten wie der zweiten Alternative Verwerthung finden. Eine weitere Beobachtung genügt jedoch, um die zweite Deutung zu sichern.

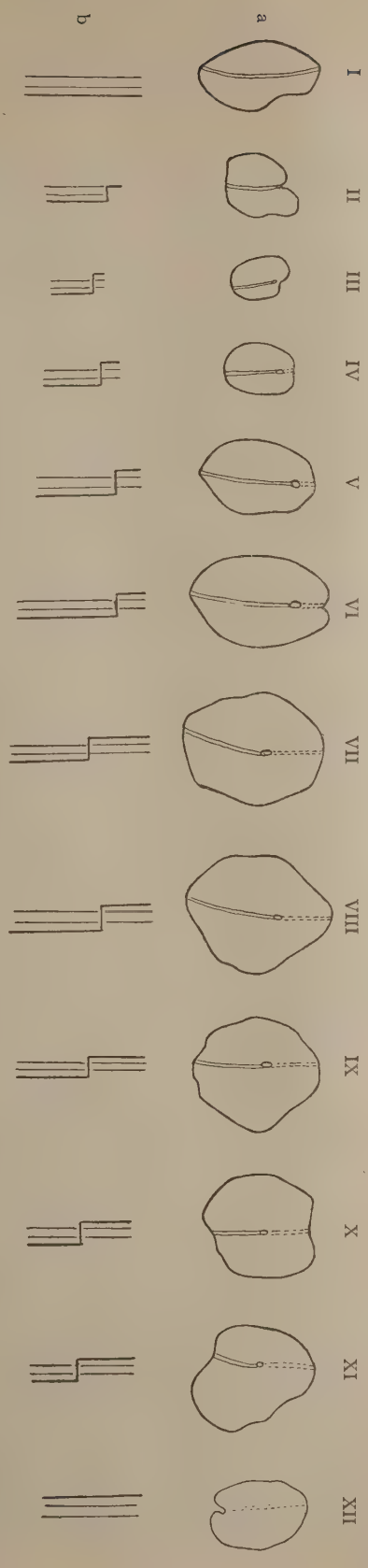


Fig. 5. I—XII *Ceratodus forsteri*. Verhalten der Sinneskanäle zu den Schuppen. I—VI nat. Gr., VII—XII ca. $^2/_5$ nat. Gr. a ist die Ansicht der Schuppen von oben, b ein Längsschnitt in der Mediane. Das stark ausgezogene kleine Oval stellt das Loch vor, durch das der Sinneskanal tritt. Die ausgezogenen parallelen Linien sollen den Verlauf des Kanales auf der Schuppe, die punktirten den unter der Schuppe andeuten. Das Hinterende der Schuppen ist nach unten gestellt. Die dicke Linie der Fig. b soll den Verlauf des Kanals veranschaulichen.

1) Es könnte ja eine solche Verschiebung zu Stande kommen, wenn Schuppen zur Schützung des Craniums in die Tiefe rückten.

2) Die Umrisse entsprechen genau den Originalen. Die zwei ersten Stadien sind aus dem Schwanztheil genommen, die folgenden vom Kopfe.

Es findet sich nämlich bei den von mir untersuchten Schuppen oral vom Durchbohrungskanal eine bald mehr, bald weniger deutliche Rinne, die meist bis zum Vorderrande der Schuppe verläuft, jedoch in ihrem caudalsten Abschnitt ihre grösste Tiefe erreicht (Taf. XL, XLI, Fig. 32, 33), sie entspricht der Auflagerung des Sinneskanals. Die starke Vertiefung in ihrem caudalsten, am Durchbohrungsloch gelegenen Theil giebt uns einen Wink, wie wir uns die Verlagerung des Kanals unter die Schuppe vorzustellen haben. Bei noch tieferem Einschneiden würde oral vom Durchbohrungsloch die Schuppensubstanz ganz schwinden können und so das Durchbohrungsloch unter Schliessung seines caudalen Theiles nach vorne verschoben werden. Fast in allen Fällen zeigt übrigens das Loch keine kreisförmige, sondern eine in der Längsrichtung ovale Contour [1]).

Bei der Bejahung der Alternative 1 müsste man auf der Unterseite der Schuppe Rinnenbildungen erwarten. Keines der von mir daraufhin untersuchten Exemplare gab davon auch nur die leiseste Andeutung zu erkennen. Es findet übrigens das oben angenommene Versinken des Kanals nicht nur oral vom Durchbohrungsloch, vielmehr auch in manchen Fällen am oralen Rande der Schuppe statt (Taf. XL, XLI, Fig. 33). Es erhellt aus diesen Beobachtungen, dass man bei *Ceratodus forsteri* eine Verlagerung der Sinneskanäle unter die Schuppe in einer lückenlosen Reihe nachweisen kann [2]). Und hieraus folgt, dass ein Kanal, der erst unter eine eventuelle zweite Generation [3]) von Schuppen zu wandern beginnt, nicht von einer eventuellen ersten hätte in die Tiefe genommen werden können. Der Process, durch welchen die bei den Dipneumones frei über den Schuppen liegenden Sinneslinien bei *C. forsteri* theilweise unter diese geriethen, hat hiermit noch nicht sein Ende erreicht. Wir müssen vielmehr annehmen, dass noch eine vollständige Verlagerung unter die Schuppen erfolgen kann. Von diesem Ziel ist unser recenter *C. forsteri* noch weit entfernt. Erreicht wurde dasselbe jedoch schon von *C. sturii* im Keuper, der, wie bereits erwähnt, schon ein viel höher differenzirtes Skelet besitzt als unser recenter Vertreter. Bei ihm wurden von Teller (Taf. I) Rinnen in den Knochen des Schädeldaches, die den gleichen Verlauf wie die Sinneskanäle von *C. forsteri* haben, nachgewiesen. Wenn übrigens Teller p. 32 sagt: „Bei *C. forsteri* dagegen liegen die Röhren, welche die Nervenhügel beherbergen, stets über dem Knochen lose in der Haut", so kann ich dem nicht ganz beistimmen, denn am „Dentary" von *C. forsteri* finde ich den Sinneskanal in Rinnen eingebettet (siehe darüber p. 18).

Diese Einlagerung der Sinneskanäle in die Schuppen darf man wohl als eine schutzverleihende Einrichtung, die sich im Kampf ums Dasein herausbildete, betrachten. Schon bei den Selachiern und Holocephalen finden wir Skeletbildungen zum Schutze der Kanäle auftreten. Auf solche Skeletelemente, die bei Dipnoern an Stellen sich finden, wo die Kanäle keine Schuppen zur Verfügung haben, werde ich im nächsten Abschnitt eingehen.

Aus den vorhergehenden Erörterungen ergiebt sich also, dass Angriffe auf Gegenbaur's und Hertwig's Theorie der Deckknochenbildung in den Verhältnissen der Sinneskanäle bei den Dipnoern keine

1) Ausser dieser oralen Rinne findet sich meist auch eine caudal vom Perforationskanal verlaufende (Taf. XL, XLI, Fig. 32, 33). So verlockend es wäre, sie als ein Ueberbleibsel aus einer Zeit, zu welcher der Kanal hier noch über diesem Theil der Schuppe lag, zu deuten, so ist dieses doch nicht möglich. Die Rinne enthält vielmehr den vom Durchbohrungsloch zu den Poren verlaufenden, sich gabelnden Zuführungskanal. In dessen, wenn auch nicht rein caudalem, so doch immer caudalwärts gerichtetem Verlauf darf man ebensowenig eine solche Reminiscenz sehen, da die physiologische Nothwendigkeit den Verlauf vollkommen erklärt. Ueberdies münden in Fällen, wo das Durchbohrungsloch nicht mit dem Hinterrande der vorderen Schuppe zusammenfällt, sondern caudal von ihm liegt, auch von dem nun unbedeckten Kanaltheil kurze Kanäle in dort befindlichen spärlichen Poren aus.

2) Es ist hierbei von geringerer Bedeutung, ob man sich diese Verschiebung in der Weise denkt, dass der Kanal die Schuppe durchschneidet, oder ob die Verlagerung dadurch eintritt, dass Wucherungen der Schuppe ihn umgeben. Der erste Factor dürfte wohl in Form einer engen Anlagerung die Bewegung einleiten, der zweite sie vollenden.

3) Nach Hertwig können an Stelle von Schuppen, die zur Knochenbildung verwendet wurden, neue auftreten.

Stütze finden. Aus anderen Gründen (vergl. p. 4) ist allerdings wenigstens für die recenten Dipnoer (p. 5) die Entstehung eines Theiles der Knochen aus Sehnenverknöcherungen anzunehmen.

Es erübrigt noch, kurz einen Blick auf die Verhältnisse bei *Ctenodus* zu werfen. Sind wir bei *Ceratodus sturii* über die Lage der Sinneskanäle zu Knochen und Schuppen im Klaren, so gilt das Gleiche nicht für seinen permischen Verwandten (*Ctenodus*). Hier bestehen, soweit ich die Literatur kenne, noch keine Angaben über die Lage der Sinneskanäle. A. Fritsch (1888, p. 84) sagt darüber: „Sehr interessant ist ein Schuppenfragment (Taf. LXXX, Fig. 12), das der Seitenlinie angehört. Dasselbe zeigt etwas hinter der Mitte eine ovale Erhöhung, die sich nach hinten in einen sich bald theilenden Kanal fortsetzt. Uebereinstimmend mit *Ceratodus* ist das Seitenorgan im hinteren Drittel der Schuppe gelagert, aber bei demselben habe ich nicht die gablige Theilung des Seitenkanals wahrnehmen können.“ Hierzu möchte ich bemerken, dass, wie ich p. 12, 13 zeigte, der Seitenkanal die Schuppen an ganz beliebigen Stellen ihrer Längsaxe durchbohren kann, dass er oral von der Durchbohrungsstelle über der Schuppe, caudal davon unter ihr verläuft. Trotzdem könnte man aber die von Fritsch beschriebenen Structuren als einen Theil des Seitenkanalsystems, freilich in anderem Sinne auffassen, und zwar würde der abgebildete gegabelte Kanal nicht dem eigentlichen Seitenkanal, sondern dem secundären zuführenden und reichlich gegabelten Kanalsystem von *Ceratodus* entsprechen. Hiermit wäre aber eine wichtige Instanz für die Beurtheilung der Stellung des *Ctenodus* zu *Ceratodus* gewonnen, denn es wäre hiermit gezeigt, dass der Seitenkanal von *Ctenodus* zum mindesten schon unter einem Theil der Schuppe (dem caudalen) lag; mithin wäre *Ctenodus* hierin nicht primitiver als *Ceratodus*. Ich muss nun allerdings gestehen, dass mir bei einer Besichtigung des Originales im Prager Museum sehr starke Zweifel aufgestiegen sind, ob wir es überhaupt hier mit einem Theil eines Sinneskanals zu thun haben. Der Erhaltungszustand ist ein so mangelhafter, dass hier ohne Vergleich mit weiterem Material überhaupt eine bestimmtere Deutung unzulässig erscheint.

Da nicht zu erwarten ist, dass so bald ein glücklicher Fund die Aufklärung bringen wird, andererseits aber die Frage der Lage der Sinneskanäle von phylogenetischer Bedeutung ist, muss der Versuch gemacht werden, die Frage auf einem anderen Wege zu beantworten.

Fritsch hat 1888 auf Taf. LXXV, Fig. 18, 19, 28, 31 mehrere Knochenstücke mit eigenthümlichen Kanälen abgebildet. Auf p. 74 äussert er für die Furchen des Knochens auf Taf. LXXV, Fig. 31, den er dem Dermomentale (Submandibulare) von *Ceratodus* vergleicht, die Ansicht, es seien Gefässfurchen. Nun sind die Rinnen des Submandibulare (Dermomentale), wie ich p. 18 zeigen werde, Furchen von Sinneskanälen. Ohne darauf einzugehen, ob der Knochen Fig. 31 dem Submandibulare des *Ceratodus* homologisirbar ist, möchte ich bemerken, dass ich bei allen recenten Dipnoern nirgends für Gefässe oder Nerven grosse, langgezogene, weite Rinnen in den Deckknochen gebildet fand. Dagegen ergaben sich mir bei der Durchsicht des Prager *Ctenodus*-Materials keinerlei Gründe gegen die Zurückführung eines grossen Theiles der an den Deckknochen vorhandenen Rinnen auf Sinneskanäle. So fordern namentlich die erwähnten Figuren 28 und 31 auf Taf. LXXV (Fritsch) mit ihren 3 sich vereinigenden Kanälen zu einem Vergleich mit den Sinneskanälen des *Ceratodus* (siehe meine Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 6, und Taf. XL, XLI, Fig. 30) heraus; bei *Ctenodus* sind nur die Kanäle schon tiefer im Knochen eingebettet, theilweise schon umschlossen, was mit der stärkeren Verknöcherung des Schädeldaches dieses Dipnoers zusammenhängt. Von den übrigen durch Fritsch abgebildeten Knochen ist es namentlich die Fig. 6 seiner Taf. LXXIV, die über die Lage der Sinneskanäle Aufschluss giebt. Fritsch hat diesen Knochen centrale Schädelplatte genannt, und zwar mit Recht, denn, wie ich mich an dem Prager Material überzeugen konnte, keilt sich zwischen die vorne mehr oder minder in 2 Hörner ausgezogene Platte oral ein unpaarer Knochen ein, der als Nasale zu deuten ist. Diese theilweise Reconstruction des Schädeldaches von *Ctenodus* erhält nun eine Bestätigung bei Ver-

werthung der Furchen am hinteren Ende der erwähnten Fig. 6. Als plausible Deutung für diese Rinnen, von denen eine quer zur Längsaxe verläuft, während 3 andere, unter rechtem Winkel von ihr abgehend, caudal verlaufen, kann ich nur diejenige als Sinneskanalfurchen geben. Betrachten wir zunächst die zur Längsaxe des Knochens quergerichtete Rinne, so sehen wir, dass bei *Ceratodus forsteri* (Textfig. 4) über den hinteren Theil des Frontoparietale ein ganz gleich gerichteter Kanal hinzieht. Freilich bringt er auf dem Knochen keinerlei Vertiefung hervor, bemerkenswerth bleibt aber doch, dass gerade an dieser Stelle bei *Ceratodus forsteri* der Kanal schon ganz unter den Schuppen liegt. Auch die Verhältnisse bei dem triassischen *Ceratodus sturii* (Teller, Taf. IV, Fig. 1) stehen hiermit aufs beste im Einklang: auch hier ist gerade auf dem medianen Theil des Frontoparietale der Eindruck des Sinneskanals am tiefsten. Von den 3 caudal abgehenden Rinnen des *Ctenodus* jedoch finden wir bei letzterem nichts; hier giebt der recente *Ceratodus* die Erklärung. Auf Textfig. 4 sieht man von der Quercommissur caudal abgehende Primärkanälchen p. 12 (dass diese Kanälchen caudal verlaufen, fand ich sehr häufig, doch kommt auch ein Verlauf direct nach oben oder vorn vor). Bei *Ceratodus sturii* nun ist die Einbettung des Kanalsystems in die Knochen noch keine so weitgehende, dass auch diese Primärkanälchen, die ihm wohl bestimmt zukamen, betroffen worden wären. Bei *Ctenodus* dagegen scheint theilweise eine solche Einlagerung der mit dem successiven Tieferrücken [1]) der Hauptkanäle immer länger werdenden Primärkanäle eingetreten zu sein; daher die 3 caudal gerichteten Furchen.

In dem reichen Material der Prager Sammlung befinden sich noch manche unbeschriebene Stücke, die Rinnen und Kanäle der Sinneslinien im Knochen zeigen. Es würde zu weit führen, hier näher darauf einzugehen; das hier Gegebene dürfte genügen, um zu zeigen, dass dem perm-carbonischen Dipnoer ein Sinneskanalsystem zukam, das schon weit innigere Beziehungen zum Knochenskelet aufweist als das des recenten. *Ceratodus sturii* nimmt eine Mittelstellung ein. Ueber die peripheren Theile des Kanalsystems kann vielleicht das von Fritsch (Taf. LXXV, Fig. 14) abgebildete Stück Aufklärung geben. Mit blossem Auge gesehen erinnert dieses (auch wegen seiner geringen Dicke) sehr an eine Schuppe mit Sinneskanaleindruck; leider nahm ich keine genauere mikroskopische Untersuchung vor.

Die Deckungsverhältnisse der Schuppen am *Ceratodus*-Kopf sind sehr mannigfaltig. Die Verschiedenheit beruht auf der starken Aus- und andererseits Rückbildung der einzelnen Schuppen.

Neben den beiden mächtigen Vorderschuppen (Taf. XL, XLI, Fig. 31 und Textfig. 4) finden sich ganz kleine rudimentäre Gebilde am Kopf. Am Rumpfe finden wir diese grossen Unterschiede nicht.

Ausser den Schwankungen der Grösse ist namentlich das Auftreten von Verwachsungen bemerkenswerth, welches meines Wissens noch bei keinem Fisch mit Cycloidschuppen constatirt wurde.

Bei manchen Exemplaren findet man die beiden grossen Vorderschuppen (Textfig. 4) noch vollkommen von einander getrennt, an einem Exemplar (Taf. XL, XLI, Fig. 31a) beobachtete ich den Beginn einer Verwachsung, und bei einem weiteren (Taf. XL, XLI, Fig. 31b) war eine solche schon auf eine ziemlich bedeutende Strecke hin eingetreten. Man kann in diesen Fällen wohl eine Stütze für O. Hertwig's Theorie der Belegknochen sehen, denn man wird bei Knochen, die keine Anzeichen einer primären Verschmelzung aus Schuppen mehr zeigen, aus diesem Fehlen einer Naht keinen Grund gegen die Annahme einer Entstehung aus mehreren Schuppen sehen dürfen, da bei den Dipnoern die Schuppen ohne Nähte verschmelzen.

Es wurde im Obigen von 2 grossen Vorderschuppen gesprochen. Diese finden sich bei allen von mir untersuchten Exemplaren; sie sind zu constanten Skeletgebilden geworden. Auch das übrige

---

1) Bei dieser Einbettung der Sinneskanäle wird auch der Knochen durch sein Dickenwachsthum eine Rolle gespielt haben.

Schuppenkleid des Kopfes ist bei verschiedenen Individuen sehr ähnlich beschaffen. Freilich ist die Constanz der Lage der einzelnen Gebilde nicht in dem Maasse bewahrt wie bei den Sinneskanälen. Neben den Verschiebungen fällt auf, dass die Deckungsverhältnisse der beiden Vorderschuppen verschieden sind: während in Fig. 31b die rechte die linke deckt, ist in Textfig. 4 zum Theil eine umgekehrte Deckung eingetreten [1]). Wie die Beschuppung bei *C. sturii* beschaffen war, darüber sind wir leider ganz im Unklaren; ob etwa der stärkeren Verknöcherung der Schädelkapsel eine geringere Ausbildung der Kopfschuppen entsprochen hat, das ist offene Frage.

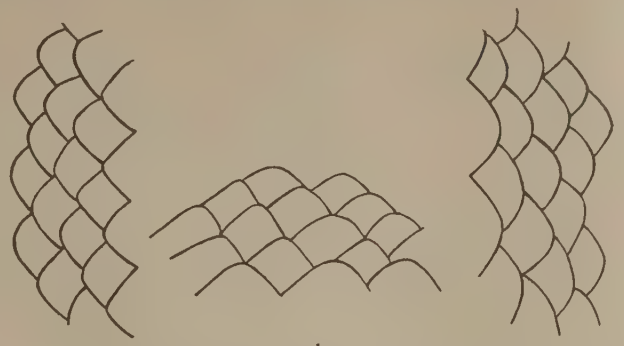


Fig. 6. *Lepidosiren paradoxa.* a Deckungsverhältnisse der Schuppen auf Kopf und Intermandibularraum, b Deckungsverhältnisse in der Höhe der Opercularspalte, c Deckungsverhältnisse in caudal hiervon gelegenen Gebieten.

Die Beschuppung der Dipneumones zeigt einen primitiveren Charakter; an Stelle der weitgehenden Differenzirung finden wir hier eine relative Indifferenz. Die Schuppen zeigen im Allgemeinen keine bedeutenden Schwankungen der Grösse, und hiermit Hand in Hand gehen regelmässige Deckungsverhältnisse; der geringeren Grösse entspricht eine höhere Anzahl als bei *Ceratodus*. Auffällig ist es, dass bei *Lepidosiren* die Schuppen am Kopfe successive eine Drehung nach vorne eingehen (Textfig. 6); da die Schuppen tief unter der Oberfläche liegen, erwachsen hierdurch keine Nachtheile; hoffentlich wird die Ontogenese des *Lepidosiren* dieses auffällige Verhalten aufklären [2]). Diese merkwürdigen Verhältnisse wurden meines Wissens von Niemand berücksichtigt, obwohl doch die erste Beschreibung von Natterer, 1840, Taf. X, Fig. 1 die Verhältnisse im Wesentlichen richtig wiedergiebt.

III. Die Bedeutung der Sinneskanäle für das Auftreten von Verknöcherungen.

Es wurde im Vorhergehenden erwähnt, dass der Sinneskanal in Fällen, wo die mangelnde Beschuppung einen Schutz von dieser Seite ausschliesst, in anderen Einrichtungen Ersatz findet.

a) Kleinere Verknöcherungen.

Dieser Schutz wird erreicht durch eigens für den Sinneskanal auftretende Verknöcherungen (vergl. K. Fürbringer, l. c. p. 407). Ich fand diese Verknöcherungen an dem sehr exponirt liegenden, von Schuppen nicht bedeckten Mandibularkanal des *Ceratodus*. Ich bilde sie (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 5; Taf. XL, XLI, Fig. 30) ab. Es sind eine Anzahl gesonderter Verknöcherungen. Bei einem Exemplar zählte ich 11; bei einem anderen lagen auf der mandibularen Strecke (Taf. XL, XLI, Fig. 30) genau so viele Verknöcherungen wie auf dem Fig. 30 abgebildeten. Die Verknöcherungen erstrecken sich über die ganze Länge des Kanals von der Abgangsstelle vom Suborbitalkanal bis zum Abgang der Anastomose zum Unterlippenkanal. Die erste Verknöcherung von oben erreicht die grösste Ausdehnung. Die auf der Unterseite des Unterkiefers

1) Diese verschiedenen Deckungsverhältnisse könnten, falls wir es hier nicht mit während der ontogenetischen Entwickelung der Schuppen aufgetretenen Varianten zu thun haben, den Verdacht hervorrufen, dass die beiden Schuppen verschiedener Individuen einander nicht homolog im Sinne der „Homogeny" Lankester's sind, sondern dass unabhängig bei verschiedenen Individuen nicht homologe Schuppen die gleiche Lage und Grösse erwarben. Ob wir es hier demnach mit einer „Homoplasy" (Lankester) zu thun haben, das können nur künftige Untersuchungen entscheiden.

2) Bei *Gyrodus macrophthalmus* (vergl. Zittel, 1895, Fig. 1520) scheinen nicht ganz unähnliche Verhältnisse zu bestehen. Allerdings sind hier die Schuppen mit ihrem freien Rand nicht direct nach vorne gerichtet; es ist keine Drehung um 180° eingetreten.

gelegenen sind ziemlich unbedeutend, die caudalsten gewöhnlich am schwächsten ausgebildet; nur das oralste erreicht bei allen untersuchten Exemplaren einen ansehnlichen Umfang.

Die kleineren liegen meist in der unteren Wandung des Kanals selber, bei dessen Eröffnung durchscheinend und so noch ihre Entstehung bekundend. Die grösseren dagegen liegen unter dem Kanal und umfassen diesen schon theilweise. Am mächtigsten ist von den ventralen, wie gesagt, der oralste Knochen ausgebildet; dieser steht fast stets in unmittelbarem Zusammenhang mit dem „Dentary" (Huxley), und auf dieses setzt sich der Kanal in gleicher Weise, in dort vorhandenen Rinnen liegend, fort.

b) Submandibulare (Dentary).

Die Structur und sonstige Beschaffenheit dieses „Dentary" ist genau die gleiche wie die der Sinneskanalverknöcherung und unterscheidet sich bedeutend von dem inneren Belegknochen (Spleniale), von dessen spongiöser Structur es keine Andeutung zeigt. Es überlagert bei *Ceratodus* diesen Belegknochen der Mandibula ebenso wie manchmal den äusseren, ein Umstand, der auch für die Annahme einer secundären Genese günstig ist.

Ich stehe nicht an, dieses „Dentary" (Huxley) als eine Verknöcherung im Dienste der Sinneskanäle zu deuten.

Der Grund dafür, dass diese Verknöcherung gerade am Vorderende des Unterkiefers so mächtig auftritt, liegt darin, dass hier die beiden anderen, dem Meckel'schen Knorpel Schutz verleihenden Knochen ihr Ende erreichen und dieser Knorpel in eine dünne Lamelle, den „lower labial" Günther's, ausgezogen ist. Dieser dünne Knorpel konnte natürlich keinen genügenden Schutz und Stütze für die Unterlippe und den mandibularen Sinneskanal abgeben, der gerade hier noch durch zwei wichtige Anastomosen, die auch ihre Rinnen im „Dentary" hinterlassen (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 6; Taf. XL, XLI, Fig. 30), sich auszeichnet. Diese Rinnen, welche auf einer Abbildung von Fritsch sichtbar sind, wurden von Teller (1891, p. 21) für zufällige Gefässeindrücke gehalten, was nicht zutrifft. Ich fand dieselben bei sämmtlichen 6 von mir untersuchten Exemplaren von *C. forsteri*; ob solche Rinnen auch *C. sturii* zukamen, kann ich ohne eigene Kenntniss des Originales nicht entscheiden.

In dem Auftreten einer Verknöcherung wurde eine Stütze geschaffen, wie wir sie ja im ganzen Verlaufe des Mandibularkanals finden. Dass jedoch diese oralen Verknöcherurgen sich zu einer höheren Dignität erhoben, beruht, abgesehen von der Verzweigung des Systems an dieser Stelle, allein auf ihrer exponirteren Lage; zugleich mit der Stützung und Beschützung des Sinneskanals wurde sie auch eine Stütze des Knorpels, und so finden wir diesen noch in einer zusammenhängenden Lamelle vorhanden, wo er bei den Dipneumones, die dieses Knochens entbehren, nur aus einzelnen Fortsätzen besteht. Den Umstand, dass dieser Knochen nach Fritsch bei älteren Exemplaren von *C. forsteri* mit dem äusseren Belegknochen der Mandibula verschmilzt, kann ich durchaus nicht wie Teller p. 18 als einen gegen die secundäre Entstehung des Knochens sprechenden ansehen, denn die Verschmelzung ist bei jüngeren Thieren nicht vorhanden, demnach secundär. Ich konnte eine solche Verschmelzung bei keinem der von mir untersuchten Exemplare nachweisen.

Dieses „Dentale" wurde von Günther 1871 übersehen. Huxley 1876 sprach sich p. 34 mit grösster Bestimmtheit dafür aus, dass der Knochen ein Dentale repräsentire. Miall 1878 spricht auch von einem Dentary. Van Wijhe verwirft 1882 p. 92 wohl mit vollkommener Berechtigung die Deutung als Dentale, setzt dafür aber den Namen Praedentale. Fritsch 1888 hält ihn für eine oberflächliche Hautverknöcherung und bezeichnet ihn als Dermomentale. Bridge, 1898, p. 355, erwähnt nur die Ansicht Huxley's. Jaquet 1899 handelt überhaupt nicht über den Knochen.

Nachdem die Entstehung aus einer Verknöcherung des Sinneskanals wahrscheinlich geworden, wird man die Homologisirung von HUXLEY fallen lassen und ebenso auch die Bezeichnung Praedentale[1]) VAN WIJHE's. Da man hier einen Knochen ganz eigenartiger Genese, wie er sich meines Wissens am Unterkiefer keines anderen Fisches findet, vor sich hat, ist dieser mit einem neuen Namen zu belegen. Als solchen möchte ich, da er noch nicht für andere Knochen vergeben ist, den Namen Submandibulare vorschlagen. Auch ohne die Kenntniss der von den anderen Unterkieferknochen verschiedenen Genese des Submandibulare musste es auffallen, dass ein Dentale eine Lage haben sollte, die von der der übrigen Fische so stark abweiche (siehe auch VAN WIJHE, p. 92), namentlich aber, dass die nahe verwandten Dipneumones eines so wichtigen Skelettheiles vollkommen entbehren sollten. Bei der neuen Deutung erklärt sich dieses Fehlen bei *Protopterus* und *Lepidosiren* auf das einfachste; mit ihren ganz oberflächlichen, gerade an den betreffenden Stellen noch nicht einmal zu Kanälen ausgebildeten Sinnesorganen konnten sie gar nicht einen solchen Knochen ausbilden. Bei *Ceratodus sturii* mit seinem wohlausgebildeten Kanalsystem dagegen ist der Knochen vorhanden, ganz ähnlich an Gestalt und Lage (TELLER, Taf. III, Fig. 7), offenbar aber auch wie die anderen Schädelknochen dieser Species schon stärker ausgebildet als bei *C. forsteri.*

Indem ich diesen Knochentheil auf Verknöcherungen, die von Sinneskanälen herrühren, zurückführe, gerathe ich in Widerspruch mit den Anschauungen, die 1901 R. SEMON in seiner wichtigen Arbeit über die Zahnentwickelung des *Ceratodus forsteri* äusserte. Auf p. 122 lässt dieser Forscher die Zahnreihe x_1—x_5 seiner Fig. B, Taf. CXVI diesen Knochen bilden. Wenn man aber nun die Lage der beiden auf einander bezogenen Elemente vergleicht, so ergiebt sich, dass der Knochen genau ventral vom MECKEL'schen Knorpel liegt, die Zahnanlagen jedoch, wie ich mich selbst an den dem Münchener Zoologischen Institut gehörigen Serien von *Ceratodus*-Embryonen, deren eines ungefähr SEMON's Stadium 48 entsprach, das andere noch jünger war, sowie an den Herrn Prof. SEMON gehörigen Serien, deren Benutzung mir dieser gütigst gestattete, überzeugen konnte, genau dorsal vom Knorpel liegen (vergl. Taf. XL, XLI, Fig. 37).

Man könnte ja annehmen, dass der Zahncomplex secundär um den Knorpel herumwanderte, etwa wie die Selachierzähne von der Innenseite der Mandibel bis auf deren Aussenseite rücken können. Dieses scheint mir aber fürs erste nicht bewiesen, und die Verhältnisse an Erwachsenen dürften einer solchen Annahme keineswegs günstig sein. Ein Herumwandern auf der medialen Seite des Knorpels ist wohl von Anfang an durch die dort entfalteten Anlagen der opercularen Zähne ausgeschlossen; beim Erwachsenen erstreckt sich dieses Operculare bis zur Symphyse, an deren caudalem Rande es ca. $^1/_2$ cm breit sichtbar, am Vorderrande von dem strittigen Submandibulare überdeckt ist. An der lateralen Seite aber dürfte ein Herumwandern durch die Entwickelung des lateralen mandibularen Knochens, den es überdies in manchen Fällen am Rande deckt, unmöglich sein. Es bleibt demnach nur noch die Möglichkeit eines Herumwanderns um den Vorderrand der Symphyse übrig. Abgesehen davon, dass es physiologisch nicht leicht denkbar ist, dass ein zahntragender Knochen eine so günstige Lage in der Mundhöhle mit einer an der Unterfläche der Mandibel vertauschen sollte, scheint mir auch anatomisch eine solche Annahme den allergrössten Schwierigkeiten zu begegnen. Bei einem Exemplar von ca. 80 cm Länge fand ich den knorpligen Vorderrand des Unterkiefers sich um einen Centimeter weiter oralwärts erstrecken, als den Vorderrand des strittigen Knochens. Selbst wenn man annimmt, die knorplige Symphyse wachse secundär oralwärts aus, dürfte die Vorstellung von einem Herumwandern nicht viel an Wahrscheinlichkeit gewinnen. Ich muss unter diesen Umständen, wenn die Zahnanlagen x_1—x_5 nicht mit den übrigen Anlagen des Spleniale verschmelzen, eine secundäre

1) Von einem Praedentale darf man hier nicht sprechen, da die beiden anderen Knochen der Mandibula mit denen der Teleostier und Ganoiden, bei denen das Wort Dentale angewendet wurde, fürs erste nicht homologisirbar sind. Namentlich kann ich einer Homologisirung des Knochens von *Ceratodus* mit dem vorderen Theil des Dentale von *Polypterus* bei dem so verschiedenen Bau des Kieferapparates beider Fische keineswegs zustimmen. Durch das Wort Dermomentale wird man zu dem Gedanken verleitet, man hätte es hier mit einem gewöhnlichen Belegknochen zu thun.

Reduction, wie sie ja von SEMON auch für die Zahnanlage *y* angenommen wird, für wahrscheinlicher halten, als ihre Verwerthung für den Aufbau des „Dentary". Die im Vergleich mit den „Operculazähnen" äusserst geringe Entwickelung der Knochensubstanz dieser Zahnanlagen in Stadium 48 ist dieser Annahme nicht ungünstig. Ferner scheint mir gegen die Deutung SEMON's zu sprechen, dass die spongiöse Knochenstructur, die wir an den aus Zähnen entstehenden Knochen, dem Pterygopalatinum und Spleniale, finden, fehlt. Bei den Dipneumones, welchen der strittige Knochen abgeht, müsste ohnehin eine Concrescenz oder eine Rückbildung angenommen werden.

So möchte ich, bis nicht ältere Stadien von *Ceratodus*-Embryonen eine secundäre weitgehende Verschiebung dieser Zahnanlagen nachweisen, an der oben gegebenen Deutung, auf die ich schon Anat. Anz., Bd. XXIV, p. 407 kurz hinwies, festhalten.

Ich will nicht in Abrede stellen, dass bei *Dipterus*, falls dessen Verwandtschaft mit den recenten Dipnoern nachzuweisen sein sollte[1]), zahntragende Elemente am Aufbau des „Dentary" (?) mitgewirkt haben können. TRAQUAIR (1878 p. 8) giebt an, dass das Dentary an seinem oberen Rande (Taf. III, Fig. 3) Zähne trage. Ich muss jedoch diesen Zustand des „Dentary" (?) bei *Dipterus* für einen minder primitiven halten als bei *Ceratodus*. Denn von einer Anlage aus zwei Hälften, wie sie *Ceratodus* zeigt, ist Taf. III, Fig. 3 nicht die leiseste Andeutung vorhanden. Und man darf wohl mit demselben Rechte wie eine Verschmelzung der beiderseitigen Hälften auch eine Verschmelzung eines zahntragenden dorsalen Stückes mit dem übrigen, eine andere Genese zeigenden Knochen annehmen. Die enge Beziehung dieses „Dentary" (?) zum Sinneskanal scheint auch bei *Dipterus* vorhanden zu sein; ich kann wenigstens nach TRAQUAIR's, Taf. III, Fig. 3 die in diesem Knochen vorhandenen Rinnen ihrer Lage nach nur als solche von Sinneskanälen deuten.

Auch bei *Ctenodus* sollen nach FRITSCH, Taf. LXXV, Fig. 31, dem Submandibulare entsprechende Knochenplatten mit Rinnen vorhanden sein. Uebrigens braucht dieser Knochen (FRITSCH, Taf. LXXV, Fig. 31) nicht nothwendiger Weise den Submandibulare homolog zu sein. Einen Knochen mit einem dreischenkligen Sinneskanal müssten wir an der Stelle der Theilung des Hauptsinneskanals in den Mandibular- und den Supraorbitalkanal erwarten (siehe Textfig. 4, p. 12. Hier aber liegt bei *Ceratodus* der von mir p. 21 zu besprechende Postorbitalknochen (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 1, 5). Dieser nun zeigt, wie auf der Figur sichtbar, schon die Spuren einer engen Anlagerung des oberen Theiles des Mandibularkanals, und die Gabelstelle des Hauptkanals in Supraorbital- und Mandibularkanal findet über seiner oberen hinteren Ecke statt. Es kann uns also nicht wundern, wenn wir diese Anlagerung bei *Ctenodus* gerade schon hier einen sehr hohen Grad erreichen sehen. In der That, betrachten wir das von FRITSCH Taf. LXXXb wiedergegebene Skelet von *Ctenodus tardus*, so scheint hier wirklich (5) in der Lage des Postorbitale ein Knochen mit 3 Kanälen zu liegen. Auch hier (p. 93) deutet FRITSCH sie aber nicht als Sinneskanäle.

c) Suborbitalia und Postorbitale.

Ausser dem Submandibulare fehlt den Dipneumones nur noch ein zweiter Knochen oder vielmehr Knochencomplex des *Ceratodus*, die Suborbitalia. Schon dieses Fehlen bei den nahe verwandten Gruppen muss gegenüber einem Versuche, diese Knochen in eine Linie mit der Mehrzahl der anderen Deckknochen zu stellen, verdächtig erscheinen. Noch mehr aber steigert sich dieser Verdacht, wenn wir diese Gebilde bei *Ceratodus* in einer Lage, die von den Suborbitalia anderer Fische abweicht, beobachten und auch ihre Zahl nicht constant finden. So giebt GÜNTHER für *C. forsteri* nur 3 an. JAQUET übersieht sie. HUXLEY erwähnt 1876 p. 38 deren 3. Ein vierter hinterer (Postorbitale) wird auf Fig. 7 als „separate ossification on the

1) Die Homologie seiner Schädelknochen mit denen der recenten Dipnoer erscheint mir noch fraglich.

left side". angegeben. Auf der rechten Seite soll er nicht bestehen. Ich fand an den 4 daraufhin untersuchten Exemplaren diesen letzteren Knochen beiderseitig constant, kann daher HUXLEY's Ausspruch p. 38: „Doubtless these bones [1]) are subject to much individual variation" nur auf seine Gestalt, nicht auf die Frage, ob er überhaupt stets vorhanden sei, beziehen. MIALL (1878, Taf. Ia, Fig. 2 u. 3) giebt nur ein Postorbitale an. VAN WIJHE (1882, p. 93) erwähnt 3 Suborbitalia, BRIDGE (1898, p. 355) 4. Ich selber fand bei einem Exemplar mit Einschluss des Postorbitale 5, wie BRÜHL; bei einem anderen (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 12) nur 4. Solche Inconstanzen der Zahl fanden sich auch bei den Skeletelementen des mandibularen Kanales. Mit diesen theilen die Suborbitalknochen auch die tiefe Rinne, in welche der Suborbitalknochen sich legt. Man kann direct die Suborbitalknochen als Rinnen für den Suborbitalkanal auffassen; die Lateralisäste des Facialis, die sich zu ihm begeben, durchbohren diese Knochen. Ich möchte daher auch diesen Knochencomplex als einen von Sinneskanalverknöcherungen sich herleitenden ansehen, der hier bei der Ueberbrückung der Orbita für den Kanal von grösster Bedeutung sein musste. Dass diese Knochen eine höhere Ausbildung durch secundäre Beziehungen zum Auge erhielten, ist möglich. Das Fehlen bei den Dipneumones erklärt sich nun auch wieder auf das einfachste; die oberflächliche Lage ihrer Kanäle schloss hier die Verknöcherung aus, zum Schutze des Auges dagegen wären die Knochen bei letzteren, zum mindesten bei *Protopterus* wohl ebenso wichtig gewesen. Auch der Knochen *po*, Postorbitale (MIALL) bei *Ceratodus*, welcher den Dipneumones fehlt, findet nun seine Erklärung. Er ist auch als eine solche Sinneskanalverknöcherung zu deuten, die durch ihre Beziehungen zu einer Gabelstelle des Sinneskanals (ähnlich wie das Submandibulare) und durch den Anschluss an das Cranium zu höherer Bedeutung gelangte. In dem von mir auf Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 5 abgebildeten Fall ist diese bei anderen Exemplaren vollkommene Einbeziehung in das Schädeldach erst eingeleitet; wir finden noch einen grossen ventralen Abschnitt frei. Ich sehe hiermit in diesem Knochen einen neuaufgetretenen, nicht aber wie BRIDGE (1898, p. 355) Reste einer supraorbitalen Reihe von Knochen. JAQUET (1899, Taf. XLVII, Fig. 136; Taf. XLIX, Fig. 148) giebt diesen Postorbitalknochen als Lamina tympanica an und behauptet (p. 258), GÜNTHER habe diesen Knochen so gedeutet. Dieses ist jedoch nicht der Fall. GÜNTHER hat vielmehr den dorsalen Theil des Squamosum als solche bezeichnet. Im Einklang mit meinen Anschauungen kommen diese Verknöcherungen auch bei *Ceratodus sturii* (vergl. TELLER, 1891, p. 16) vor.

d) Bedeutung der Sinneskanalverknöcherungen der Dipnoer.

Durch den Nachweis von Verknöcherungen der Sinneskanäle bei einem Dipnoer tritt diese Klasse hierin in eine Parallele zu den anderen Fischklassen. Schon bei den Selachiern und Holocephalen beobachtete ich wie andere Forscher Schutzbildungen für dieselben, theils knorpliger Art, theils von festem Bindegewebe gebildet. Bei den Ganoiden ist namentlich durch die Arbeit von ALLIS 1889 bei *Amia* gezeigt worden, einen wie grossen Einfluss das Sinneskanalsystem auf die Ausbildung der Knochen hatte. Für die Teleostier waren es besonders die Arbeiten VROLIK's, SAGEMEHL's und MC MURRICH's, welche die Bedeutung des Sinneskanalsystems für die Knochenbildung hervorhoben.

Die obigen Ausführungen zeigen, dass ein solcher Einfluss auch bei den Dipnoern besteht, der so weit reichen kann, dass es zur Ausbildung eines so ansehnlichen Knochens, wie des Submandibulare, kommt. Zugleich jedoch zeigen meine Untersuchungen (Abschnitt 1—3), dass von einer weitgehenden Betheiligung der Sinneskanalverknöcherung am Aufbau des Cranium keine Rede sein kann. Ausser den hier besprochenen Knochen verdanken bei *Ceratodus* keine anderen ihre Entstehung den Sinneskanälen und es stellen sich dadurch die Dipnoer in einen scharfen Gegensatz zu gewissen Ganoiden und Teleostiern.

1) Die Postorbitalia.

IV. Die Genese des „Occipitale laterale“ nebst Bemerkungen über den Aufbau des Occipitalabschnittes des Cranium.

Der von Peters so bezeichnete Knochen wurde von Bischoff und Hyrtl bei *Lepidosiren* seitliches Hinterhauptbein genannt, bei *Protopterus* von Miall Exoccipitale, von Wiedersheim 1880 Supraoccipitale, 1902 Occipitale laterale, von Gegenbaur 1898 Occipitale laterale, von Bridge Exoccipitale, von Jaquet Supraoccipitale. Bei *Ceratodus* wurde es von Günther übersehen und erst von Huxley entdeckt (Exoccipitale). Von späteren Untersuchern beobachtete ihn nur Bridge wieder; die neueste Arbeit, die von Jaquet 1899, schweigt von ihm.

Bridge (1898, p. 353) trennt diesen Knochen, den er Exoccipital nennt, scharf von allen anderen Knochen des *Ceratodus*, indem er ihn als endochondralen den Belegknochen gegenüberstellt: „The only endochondrial bones in *Ceratodus* are the two exoccipitals.“

a) Das „Occipitale laterale“ ein Neuralbogen.

Es wird hiermit von Bridge zum ersten Mal auf die Genese dieses Knochens eingegangen, denn alle früheren Forscher, selbst Huxley und Wiedersheim, erwähnen den Knochen nur kurz bei *Ceratodus* resp. *Protopterus*. Ich kann mich jedoch mit dieser Deutung Bridge's nicht einverstanden erklären; auch geht sie auf die durchaus verschiedene Ausbildung dieser Knochen bei den Dipneumones nicht ein. Ich untersuchte die Occipitalgegend der drei Dipnoer aufs neue und gebe Ansichten davon auf Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 7—11.

Bei *Ceratodus* stellt das Occipitale laterale eine hohle, mit Knorpel erfüllte Knochenröhre vor, die genau einer Neurophyse entspricht. Nur verbinden sich die beiderseitigen nicht dorsal, sondern verlaufen in medioventral-dorsolateraler Richtung. Die Lage über der Chorda ist ganz die gleiche wie die der Neuralbogen. Wie bei diesen ist das Occipitale laterale an seinem ventralen und dorsalen Ende stark angeschwollen, in seinem mittleren engeren Theile durch und durch verknöchert. Nur die Lage hat insofern eine Veränderung erlitten, als die Neurapophysen der Wirbel in caudo-dorsaler Richtung geneigt sind, während bei den Occipitalia lateralia eher eine umgekehrte Lagerung in rostro-dorsaler Richtung zu constatiren ist (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 7). Die Dicke des primordialen Knorpelinhaltes des Knochens ist fast die gleiche wie die der folgenden Neurapophysen. Die bedeutendere Mächtigkeit der Occipitalia lateralia ist vornehmlich durch Verdickung der Knochenscheide zu Stande gekommen. Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 8 zeigt diese Verdickung noch nicht; überhaupt ist hier die Uebereinstimmung der Occipitalia lateralia mit Neuralbogen noch eine complete. Taf. XXXVII, Fig. 9 stellt einen abweichenden Fall vor; hier ist nicht nur die Verdickung eine sehr starke, sondern es wird auch noch der Anschein erweckt, als ob eine Drehung des dorsalen gegen den ventralen Theil eingetreten wäre, und die kreisrunde Form des Querschnittes hat einem in der Längsaxe ausgezogenen Oval Platz gemacht.

Letzterer Befund leitet über zu *Lepidosiren*. Bei diesem, wo bekanntlich auch die O. lateralia nicht zusammenstossen, immerhin aber einander bedeutend genähert sind, konnte ich das obere Ende des Knochens in ein langes Oval ausgezogen nachweisen, in dessen Lumen sich noch Knorpel fand (Taf. XXXVII, Fig. 10). Mit diesem Befund trete ich in Gegensatz zu den Angaben von Bridge (1898, p. 336), denn dieser fand den Knochen dorsal aus einer medialen und lateralen Platte bestehend. Ich muss die Verhältnisse meines Exemplares namentlich bei dem Vergleich mit *Ceratodus* für die primitiveren halten und möchte den Befund Bridge's als eine Weiterbildung, die einer noch grösseren Verlängerung des Ovals entsprach, ansehen. Die auf dem Querschnitt kreisrunde Knochenhülse von *Ceratodus* ist schliesslich in

zwei parallele Knochenlamellen zerfallen (siehe die Schemata Textfig. 7). Auch bei *Lepidosiren* besteht die Einschnürung des Mittelstückes (vergl. BRIDGE, Taf. XXVIII, Fig. 1—4), die sich schon bei den Neurapophysen und dem Occipitale laterale von *Ceratodus* nachweisen liess. Sie dürfte bei *Lepidosiren* dadurch erhalten geblieben sein, dass die Nerven, die hier austreten, der Ausdehnung des Occipitale laterale einen Widerstand entgegensetzten, der für das dorsale und ventrale Ende nicht bestand. Ist somit das O. laterale von *Lepidosiren* in fast jeder Beziehung minder ursprünglich als das von *Ceratodus*, so darf man doch in der Annäherung der dorsalen Enden ein primitives Moment sehen.

Fig. 7. Schemata des Querschnittes durch das Occipitale laterale. I—III *Ceratodus* und junger *Protopterus*, IV, V *Lepidosiren*. Schwarz Knochen, schraffirt Knorpel.

In dieser Beziehung hat auch *Protopterus* primäre Verhältnisse bewahrt, denn hier stossen die O. lateralia dorsal an einander; freilich wird diese Primitivität hier in anderer Hinsicht verwischt, indem die Knochen dorsal verschmelzen. Diese Verschmelzung liess sogar WIEDERSHEIM Anfangs (1880) annehmen, wir hätten es mit einem Supraoccipitale zu thun, eine Deutung, die JAQUET 1898 adoptirt. Nachdem aber die O. lateralia bei *Lepidosiren* und *Ceratodus* als aus den Neuralbogen entstandene Gebilde nachgewiesen worden sind (vergl. K. FÜRBRINGER, l. c. p. 405), muss diese Deutung wohl endgültig fallen. Es gelang mir übrigens, auch bei *Protopterus* im O. laterale, wenn auch nur geringe Reste von Knorpel nachzuweisen. Hier tritt die embryologische Untersuchung ergänzend ein. Die Taf. XL, XLI, Fig. 36 ist nach einem Frontalschnitt des *Protopterus* von 5,5 cm Länge angefertigt. Hier hat das O. laterale noch genau die Form einer Neurapophyse und bildet eine Knochenhülse mit knorpeligem Inhalt (Fig. 36a rechts). Auf dem Schnitt (Taf. XL, XLI, Fig. 36b) sieht man jedoch, wie von dieser ursprünglich einfachen Scheide Knochenfortsätze ausgehen, die sich auch an den cranialen Knorpel anlegen.

b) Ueber die metamere Stellung des das „Occipitale laterale" repräsentirenden Neuralbogen.

Wie steht es nun mit der metameren Stellung dieses Wirbels resp. Neuralbogens, ist er primär der directe Vorgänger des jetzt ihm folgenden Wirbels? Die Antwort auf diese Frage müssen wir von der Untersuchung des Nervensystems erwarten. Bei allen Dipnoern sind es zum mindesten 2 oft 3 Nerven, die vor dem O. laterale das Cranium verlassen, die occipitalen Nerven *x*, *y*, *z* (M. FÜRBRINGER, 1897, p. 470—480, Taf. VII, Fig. 8—10); es folgen dann die occipito-spinalen Nerven *a*, *b*, *c*(*3*); von diesen verliess in allen von mir untersuchten Fällen bei den Dipnoern das Nervenpaar *c* das Cranium hinter dem ersten knöchernen Wirbelbogen, das O. laterale nicht mitgezählt. Es bleiben demnach für den Raum zwischen diesem Wirbelbogen und dem O. laterale bei den Dipneumones 2 Paar Nerven (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 7). Dass hier eine Durchbrechung des Gesetzes des metameren Nervenaustrittes erfolgt sei, wird wohl Niemand annehmen. Es fragt sich nun, kommt diese Abnormität dadurch zu Stande, dass hier ein zwischen diesen beiden Bogen gelegener Neuralbogen sich dem caudalen anschloss, während der Nerv an seinem Platz blieb, oder trat eine Angliederung an den vorderen Bogen ein, oder aber ging hier ein Bogen vollkommen zu Grunde?

Die erstere Deutung ist ausgeschlossen, denn der Bau des 1. Neuralbogens gleicht vollkommen dem der caudal gelegenen, auch wäre es in einem so centralen Gebiete ein ganz alleinstehendes Vorkommniss, dass ein knöcherner Skelettheil caudalwärts rückte, ohne seinen Nerv mit sich zu nehmen, demnach von diesem durchschnitten würde. Für die zweite Deutung scheint schon mehr zu sprechen. Denn in der That konnte ich bei einem Exemplar von *Protopterus* beobachten, dass das O. laterale von

Nerven durchbohrt wurde (vergl. auch WIEDERSHEIM, 1880, Taf VII, Fig. 5). Man könnte annehmen, dass dieses Nervenpaar *a* durch Verschmelzung eines caudal von ihm gelegenen Wirbels mit dem O. laterale in dieses hineingerathen wäre. Der Befund bei dem jungen Stadium lehrt jedoch, dass sich das Verhalten der Nerven beim ausgewachsenen auf andere Weise erklärt. Wir finden nämlich von dem Knochenrohr sowohl oral wie caudal Fortsätze ausgehen, von denen die caudalen sich dem Nerven *a* bedeutend nähern; bei Fortsetzung dieses Vorganges kann sehr wohl dieser Nerv in den Knochen eingeschlossen werden. Bei *Lepidosiren* scheint dieser Vorgang schon eingeleitet zu sein, indem hier Nerv *a* in einer caudalen Einbuchtung des O. laterale liegt (siehe BRIDGE, Taf. XXVIII, Fig. 4) [1]). Es bleibt somit nur noch die dritte Möglichkeit, die des Ausfallens eines dorsalen Wirbelbogens. Auf den ersten Anblick kann die Annahme des Ausfallens eines Wirbels aus der Reihe befremdlich erscheinen, finden wir doch bei anderen metameren Gebilden, wie den Visceralbogen der Fische, ausnahmslos nur ein Ausfallen der proximalsten oder caudalsten. Es steht jedoch dieses Ausfallen eines Wirbels keineswegs vereinzelt da. Schon GEGENBAUR hat 1887 in seinem Werke: „Occipitalregion der Fische" auf ein Rudimentärwerden und die Möglichkeit eines Ausfallens von Wirbeln hingewiesen, und SAGEMEHL (1891, p. 527) für *Umbra*, einige Scopeliden und die Gadoiden das vollkommene Ausfallen eines Wirbelbogens gezeigt. Auch viele Fälle des Proatlas der Amnioten können als Analoga angereiht werden.

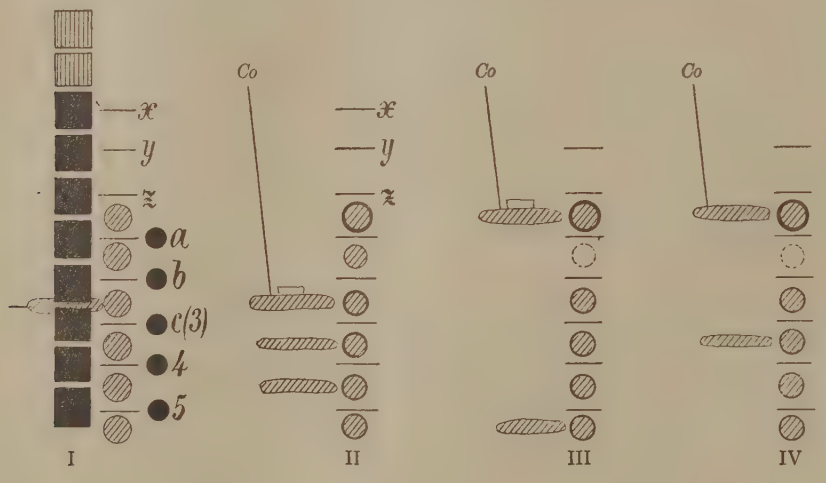


Fig. 8a. Lagebeziehungen des Occipitale laterale und der Kopfrippe zu den spino-occipitalen Nerven. Graphische Darstellung nach der Methode von SEWERTZOFF. Die dunklen Quadrate stellen die bestehen bleibenden Myomeren dar, die hellen sind nur embryonal vorhanden. Die schraffirten Kreise repräsentiren die Neuralbogen; wenn dick umrandet, sind diese verknöchert, wenn punktirt, sind sie beim Erwachsenen nicht vorhanden. Die schwarzen Punkte sind Spinalganglien, die Striche ventrale Wurzeln der Spinalnerven. Schema I zeigt eine vollkommene Bestätigung von SEWERTZOFF's Befund, nur wurde Nerv *x* hinzugefügt und die Deutungen der Nerven verändert. In Schema II—IV wurden Myomeren und Ganglien weggelassen. *Co* „Kopfrippe".

Ebenso hat BRAUS (1899, p, 455 u. 456) ontogenetisch bei *Torpedo* direct die Rückbildung eines Wirbels beobachten können. Einen schlagenden Beleg dafür, dass hier bei den Dipneumones ein Ausfallen stattgefunden hat, geben die Verhältnisse bei *Ceratodus*. Während nämlich der 1. Neuralbogen (Occipitale) wie der 3. und alle folgenden verknöchert ist, gilt dies für den 2. bei den von mir untersuchten Exemplaren nicht, die Bogentheile bestehen nur aus Knorpel (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 11, 12). Es ist somit hier zufolge des abortiven Unterbleibens der Verknöcherung der Rückbildungsprocess schon eingeleitet; mit der starken Erhaltung der Knorpeltheile tritt er indessen nicht so stark zu Tage wie bei den Dipneumones, wo mit der Rückbildung der Knorpeltheile der 2. Neuralbogen, der ja nur aus Knorpel bestand, ganz verschwinden musste (über die Bedeutung dieser Thatsachen in phylogenetischer Hinsicht s. Abschnitt 10). Eine graphische Darstellung wurde in Textfig. 8a gegeben.

1) Die Ausführungen BRIDGES, 1898, p. 349 über diese Nerven sind mir nicht recht verständlich. Unter dem „first spinal nerve" kann nach seiner Lage nur der occipito-spinale Nerv *a* (M. FÜRBRINGER) verstanden werden. Wenn aber dieser hinter dem O. laterale austritt, kann man doch nicht erwarten, dass der zweite, der *b* entsprechen würde, durch dieses trete. An meinem Exemplar von *Lepidosiren* war diese Region leider sehr schlecht erhalten; immerhin konnte ich hinter dem O. laterale mit Sicherheit 3 Nervenwurzeln, die den Paaren *a* und *b* angehören, nachweisen.

Auch die Verhältnisse beim Embryo von *Ceratodus* sprechen zu Gunsten einer Rückbildung; in allen von mir untersuchten Fällen ist der 2. Wirbelbogen stark rudimentär. Man kann das auch auf der Textfig. 2a von SEWERTZOFF (1902, p. 597) erkennen; SEWERTZOFF scheint dieses nicht aufgefallen zu sein, wie er überhaupt auch auf die Genese des O. laterale nicht eingeht und von dem erheblichen Unterschied, der den 2. Neuralbogen vom 1. und allen folgenden in Folge des Fehlens einer Verknöcherung der Bogentheile trennt, nichts erwähnt. Zu seinen Ausführungen auf p. 599 möchte ich bemerken, dass der Vergleich des oralsten von ihm beim Embryo gefundenen Nerven mit x^v (M. FÜRBRINGER) mir nicht zulässig erscheint. Stets finde ich hinter dem Neuralbogen, der zum O. laterale wird, 2 Paar Nerven austreten, die a^{vd}, b^{vd} (M. FÜRBRINGER) entsprechen, während vor dem O. laterale (x^v), y^v, $z^{v(d)}$ austreten; somit entspricht das Spinalnervenpaar, welches hinter dem 1. Occipitalwirbelbogen austritt, nicht, wie SEWERTZOFF will, z^{vd}, sondern a^{vd}.

Wenn man bei SEWERTZOFF (p. 599) liest: „Aus diesen Beobachtungen an der Occipitalregion des erwachsenen *Ceratodus* schliesse ich, dass der letzte vollständig an den Schädel angewachsene Wirbelbogen, welcher die erste Kopfrippe und den ersten knöchernen Proc. spinosus trägt, dem dritten Occipitalbogen . . . des Embryo entspricht, dass also der Occipitalabschnitt des Schädels von *Ceratodus* aus 3 zusammengeflossenen Skeletsegmenten besteht", so wird man aus dem Wort „zusammengeflossen" schliessen, dass SEWERTZOFF hier nur an eine Aufnahme knorpliger Wirbeltheile ins Cranium denke, womit eine Parallele zu manchen Selachiern und zu *Acipenser* bestände. Dass SEWERTZOFF dieser Anschauung ist, scheint mir auch daraus hervorzugehen, dass er hervorhebt, der 3. Wirbel habe keinen knöchernen Wirbelbogen. Ein anderes Resultat ergaben die von mir an 5 Exemplaren vorgenommenen Untersuchungen; in allen fünf Fällen fand ich diesen Neuralbogen wie die folgenden verknöchert. Um so bemerkenswerther ist es darum, dass nach den Angaben SEWERTZOFF's bei seinen 2 Exemplaren diese Verknöcherung ganz gefehlt habe. Es scheint mir indessen nicht unmöglich, dass dort der Knorpel der oberen Bogen, der schon auf meiner Taf. XXXVII, XXXVIII Fig. 11, 12 den knöchernen Neuralbogen zu einem grossen Theil verdeckt, diesen bei den Moskauer Exemplaren ganz überwachsen hat (auch der das O. laterale vorstellende verschwindet ja ganz in Knorpel), und dass er daher, wie das O. laterale von früheren Forschern, von SEWERTZOFF nicht wahrgenommen werden konnte [1]).

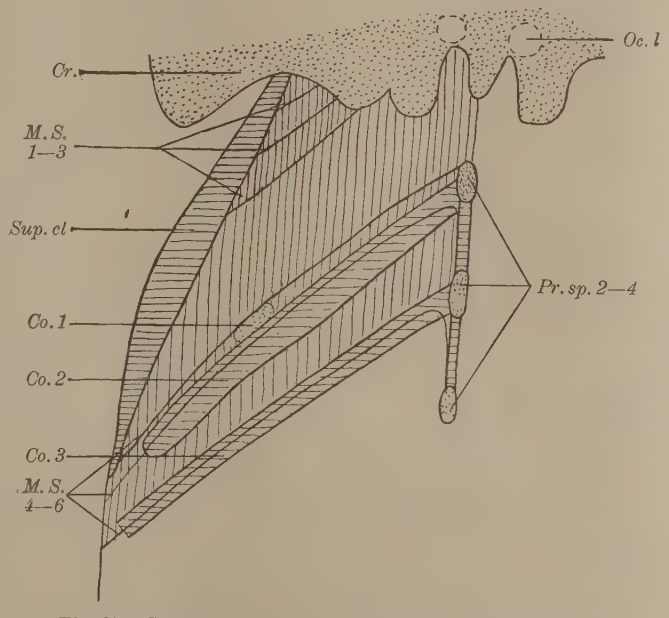


Fig. 8b. *Ceratodus forsteri*. Etwas schematisirt. *Cr* Cranium, *Oc. l* der punktirte Ring deutet die Lage des Occipitale laterale an, *Pr. sp. 2—4* Processus spinosi 2—4, *M. S. 1—6* Myosepten, *Co. 1—3* 1.—3. Rippe, *Sup. cl* Supracleithrum.

Vor dem Processus spinosus des 3. Wirbels finde ich in manchen Fällen noch einen knorpligen (Taf. XXXVII, XXXVIII Fig. 12), von dem SEWERTZOFF nichts erwähnt. Dieser kann dem 1. oder 2. Wirbel

1) Immerhin ist auch eine vollkommene Rückbildung nicht ganz ausgeschlossen, zumal auch der Proc. spinosus des zweiten Wirbels von mir bald knöchern, bald nur knorplig, bald gar nicht beobachtet wurde. Bei den von SEWERTZOFF untersuchten Exemplaren scheint er auch zu fehlen, was dann auch eine Rückbildung der Knochenscheide des Neuralbogens 3 möglich erscheinen liesse. Mein Exemplar von *Ceratodus*, wo dieser Proc. spinosus nicht vorhanden war, zeigte allerdings Neuralbogen 3 genau so verknöchert wie die Exemplare, denen ein Proc. spinosus 2 zukam.

angehören. Da bei einem Exemplar, dem dieser Processus spinosus zukam, das Cranium einen Fortsatz hatte, der die Lage, die einem Proc. spinosus des O. laterale zukommen müsste, einnahm, halte ich ihn für den Dornfortsatz des 2. rudimentären Neuralbogens. Diese Deutung findet ihre Bestätigung in den Verhältnissen eines anderen Exemplares (Taf. XXXVII, XXXVIII Fig. 11); hier ist der Proc. spinosus 2 verknöchert, reicht bis zum Neuralbogen 2 herab, und vor ihm findet sich noch ein weiterer freier, der zum O. laterale gehören muss. Somit besteht hier ein neues Argument für dessen Neuralbogennatur.

Noch weitere Beweise dafür, dass die Deutung des vor Proc. spinosus 3 liegenden rudimentären Knorpels als Proc. spinosus 2 richtig ist, liefert mir das Verhalten der Myosepten der dorsalen Rumpfmuskulatur. Die Myosepten setzen an den Rippen, Neuralbogen und Dornfortsätzen an; das vor dem der Kopfrippe zugehörenden Myoseptum liegende Septum nun setzt in gleicher Weise an dem strittigen Proc. spinosus an. Das vor diesen liegende Myoseptum hinwiederum nimmt seinen Ansatz an dem Knorpeltheil, der das Occipitale laterale birgt. Vor ihm beobachtete ich noch 2 Myosepten, also 3 Myomeren (siehe Textfig. 8a I und 8b p. 24 resp. 25).

c) Bedeutung der Rückbildung des 2. Neuralbogens.

Welche Gründe die Rückbildung dieses 2. Wirbels veranlassten, ist bei unsererer jetzigen Unkenntniss der späteren Ontogenese der Dipnoer und dem Fehlen nahe verwandter Formen zunächst nicht anzugeben. Ob etwa hier ein auximetamerer Schädel bestanden hat, welcher wie der von *Polypterus* nur einen Wirbel angegliedert trug, hinter dem ein Gelenk lag, bei dessen Bildung der 2. Wirbel zu Grunde ging, oder ob etwa ein Vicariiren in der Weise stattfand, dass mit der starken Ausbildung des 1. als Occipitale eine solche des 2. unnöthig wurde, oder was für andere Gründe es waren, kann nicht entschieden werden. Nur so viel steht fest, dass dieser 1. Wirbel auch erst zu einer Zeit ausgegliedert wurde, als schon die Verknöcherung erzielt war, dass demnach die Ableitung des Dipnoerschädels von einem auximetameren Selachierschädel nicht möglich ist, solange man nicht die Bezeichnung der Nerven der Dipnoer ändert. Dagegen lässt sich auf Grund des Nachweises der Wirbelnatur des O. laterale wohl mit ziemlicher Sicherheit sagen: es ist nicht richtig, wenn BRIDGE, ohne sich auf ontogenetische Untersuchungen stützen zu können, das O. laterale des *Ceratodus* allen anderen Knochen dieses Fisches als einen endochondralen gegenüberstellt. Vielmehr stellt das O. laterale auch einen Belegknochen im Sinne GEGENBAUR's dar; allerdings gerieth er auf einem Umwege ins Cranium, indem er sich zunächst auf dem freien Neuralbogen anlegte und erst weiterhin mit diesem sich dem Schädel anschloss. Die tiefe Lage des Knochens, welche GÜNTHER und JAQUET ihn übersehen liess und BRIDGE zu der oben erwähnten Unterscheidung verleitete, darf man wohl als eine durch Vermehrung des Knorpels bedingte erklären, nachdem die Beweglichkeit der Wirbel durch Verkümmerung der Muskeln [1]), vielleicht auch durch die Ausdehnung des Parasphenoids gemindert war. Bei *Ceratodus* mit seinem noch sehr stark entwickelten Primordialcranium musste sich die Umwachsung natürlich viel ausgebildeter finden als bei *Protopterus*, und bei *Lepidosiren*, bei dem das Knorpelcranium nur in geringen Resten erhalten blieb, fehlt sie ganz, so dass hier ein primär an das Cranium gelangender Belegknochen vorgetäuscht wird. Man darf sich hier unter Umwachsung natürlich nicht buchstäblich ein Umwachsen vom Cranium her vorstellen, vielmehr wurden die knöchernen Neuralbogen von ihren knorpligen Basen umwachsen. Man kann dies deutlich an den noch nicht dem Cranium angegliederten Neuralbogen erkennen (Taf. XXXVII, XXXVIII Fig. 11, 12). Mit der erfolgten Angliederung kommen wohl auch die cranialen Knorpelmassen dieser Umwachsung zu Hülfe.

1) Auch hier wie bei Selachiern gehen ja Myomeren während der Ontogenese zu Grunde (vergl. Textfig. 8a I).

Ueber das Vorkommen eines O. laterale bei fossilen Dipnoern liegen noch keine Angaben vor. Bei *C. sturii* ist es nicht unmöglich, dass sich an dem von TELLER beschriebenen Exemplar eventuell noch ein solches nachweisen liesse. Bei *Ctenodus obliquus* finde ich unter den von FRITSCH (1888) gegebenen Figuren drei, die dem O. laterale von *Ceratodus* sehr ähnlich sehende Skelettheile wiedergeben (Taf. LXXVI, Fig. 9 u. 10; Taf. LXXVII, Fig. 12b). Die ersteren werden in der Tafelerklärung als nicht sicher zu deutende Knochen, der letztere als Femur[?] [1]) angeführt. Im Text giebt FRITSCH p. 79 an, dass die Knochen Fig. 9 und 10 zu den Neurapophysen der ersten 3 oder 4 Wirbelsegmente gehören dürften. Die Knochen Fig. 4 und 12 ähneln jedenfalls am meisten dem O. laterale benannten Neuralbogen des *Ceratodus* (vergl. meine Taf. XXXVII, XXXVIII Fig. 7—9).

d) Bedeutung der Neuralbogennatur des „Occipitale laterale" der Dipnoer für ihre Stellung im System.

Der Nachweis der Entstehung des O. laterale aus einem Neuralbogen ist insofern von Bedeutung, als dadurch die Dipnoer in einen Gegensatz zu den Ganoiden und Teleostiern treten würden, für deren O. laterale nach GEGENBAUR's (1887) und SAGEMEHL's Untersuchungen eine solche Genese nicht bestände. Es müsste danach, streng genommen, der Name O. laterale für die Dipnoer fallen gelassen werden. Wenn ich hier diesen Namen noch beibehielt, so geschieht das deshalb, weil mir vorläufig vorgenommene Untersuchungen an Teleostierlarven eine solche Genese doch als nicht ganz ausgeschlossen erscheinen liessen. Für *Amia* und *Lepidosteus* hat es ferner SCHREINER 1902 wohl unzweideutig nachgewiesen, dass am Aufbau des O. laterale dieser Ganoiden mehrere Neuralbogen zum mindesten theilnehmen. Es besteht also hier ein grosser Gegensatz zu den Dipnoern, wo nur ein Neuralbogen das O. laterale darstellt und man mit Sicherheit ausschliessen kann, dass hier eine craniale Verknöcherung am Aufbau des O. laterale theilgenommen habe.

Dagegen könnte man eine direkte Beziehung zu den Amphibien erblicken; bei ihnen hat bekanntlich STÖHR (1879, 1881) für die Urodelen die Entstehung des Occipitalbogens aus Wirbelbogen angegeben. Vergl. auch GAUPP 1893, SEWERTZOFF 1895. Ein näherer Vergleich ist indessen bisher noch nicht durchzuführen, da GEGENBAUR (1887) und SAGEMEHL (1885, 1891) gerade zu entgegengesetzten Resultaten kamen. M. FÜRBRINGER (1897, p. 786) giebt die Möglichkeit eines Anschlusses von Wirbeln an das Primordialcranium zu, betont aber, dass hier nicht nur ein einziger Wirbel vorzuliegen brauche. Eine Ansicht, die sich namentlich darauf stützt, dass M. FÜRBRINGER bei *Cryptobranchus* einen als *sv?* bezeichneten Nerven hinter dem Vagus das Cranium durchsetzend fand. Doch fand er diesen nur bei einem Exemplar und konnte auch seinen Verlauf nicht verfolgen. Bei einem anderen Exemplar nun konnte ich mit Bestimmtheit einen solchen Nerven, der hinter dem Vagus ventral die Medulla oblongata verlässt und hinter dem Vagus durch das Cranium tritt, beobachten, so dass das Vorhandensein eines solchen Nerven als *Cryptobranchus* normal zukommend feststeht. Unterdessen ist auch bei den Caecilien, bei *Ichthyophis glutinosa*, durch PETER (1898 [p. 40) ein solcher Nerv aufgefunden, und er, wie 1898 GAUPP, treten der Anschauung M. FÜRBRINGER's bei. Auch ich möchte dieselbe für wahrscheinlich halten, wenn auch die andere Alternative, dass dieser Nerv secundär durch Umwachsungen in den Occipitalbogen gerieth, etwa nach Analogie des Nervus I der Gymnophionen, Urodelen, aglossen Anuren nicht auszuschliessen ist. Auch die wichtigen Befunde DRÜNER's (1901, p. 467—468) bei Urodelen mahnen zur Vorsicht. Es dürfte somit, falls sich die Ansicht von M. FÜRBRINGER, GAUPP und PETER bestätigen sollte, der Occipitalbogen der Amphibien nicht

1) Diese Deutung halte ich nach Besichtigung des Originals für sehr unwahrscheinlich.

in toto dem der Dipnoer zu homologisiren sein, sondern nur der caudal von Nerv *z* gelegene Theil, und selbst dieses würde nur gelten, wenn wirklich Nerv *z* der Amphibien Nerv *z* der Dipnoer homolog ist.

Ueber das Auftreten des O. laterale geben STÖHR's Arbeiten leider noch keinen Aufschluss. Eine Uebereinstimmung der Dipnoer mit den Amphibien besteht darin, dass bei beiden das O. laterale vor dem occipito-spinalen Nerv *a* liegt und dass beiden ein Supraoccipitale abgeht. Bei beiden Klassen kann ein solches nur durch die Concrescenz der Occ. lateralia vorgetäuscht werden, während bei Ganoiden (*Amia*) und Teleostiern ein solches vorhanden ist. Hier muss jedoch gerade darauf hingewiesen werden, dass ein fundamentaler Unterschied der Dipnoer von den Amphibien bestände, wenn sich bestätigen würde, dass bei den Amphibien der Occipitalbogen knorplig mit dem Cranium verwachse, während bei den Dipnoern, wie oben gezeigt wurde, die Wirbelbogen verknöchert ins Cranium treten. Danach dürfte also diese Homologisirung der bei Amphibien wie Dipnoern mit *z* bezeichneten Nerven nicht vorgenommen werden. Aber ganz abgesehen von den Amphibien würde, falls die Deutung des letzten vor dem O. laterale der Dipnoer durchtretenden Nerven als z^v richtig wäre, die Anschauung, welche GAUPP 1898, p. 880 äussert: „Denn für das protometamere Neocranium aller Wirbelthiere dürfte ein monophyletischer Ursprung wohl mit ziemlicher Bestimmtheit anzunehmen sein" einer anderen, der von der polyphyletischen Erwerbung des protometameren Neocranium weichen müssen, da ja Nerv z^v erst durch die Angliederung eines knöchernen Neuralbogens zu einem occipitalen Nerv wird. Ich möchte an dieser Stelle nur auf diese Fragen hinweisen und von einer weiteren Erörterung hier absehen, zumal da noch keine allgemein angenommene Definition für das „protometamere Neocranium" besteht.

e) Das „Occipitale laterale" der Dipnoer und die Definition des auximetameren Neocranium.

Gerade für die Gewinnung einer solchen Definition dürften die geschilderten Verhältnisse bei den Dipnoern nicht unwichtig sein, indem man hier einen scharfen Unterschied zwischen den an das Palaeocranium angegliederten Metameren machen kann. Die vor z^v assimilirten dürften wohl, da ich bei keinem der Dipnoer Spuren von Knochen nachweisen konnte und überdies eine Rückbildung von Knochen in einem in lebhafter Verknöcherung begriffenen Cranium nicht gerade wahrscheinlich ist, knorplig [1]) assimilirt worden sein, während das hinter z^v gelegene Metamer erst im knöchernen Zustande sich mit dem Schädel verband. Eine solche Grenze konnte aber bei den anderen Fischklassen noch nicht nachgewiesen werden, und darum wird es vielleicht auch erlaubt sein, wenn man hier bei den Dipnoern das auximetamere Neocranium mit dem O. laterale beginnen lässt [2]). Das protometamere Neocranium würde dann auch den Bedingungen, die VAN WIJHE 1887, HATSCHEK 1892, GAUPP 1898 für ein solches stellen, entsprechen. Zugleich jedoch würde die Annahme GAUPP's (1898 p. 881): „Bei Formen wie *Acipenser*, *Ceratodus* mit ihrem indifferenten Zustand der „Wirbelsäule" werden allerdings die secundär angegliederten Elemente sich noch ziemlich auf dem Zustand der primären befunden haben", für *Ceratodus* keine Bestätigung finden (siehe jedoch

---

1) Ganz sicher lässt sich natürlich eine solche ehemalige Verknöcherung der vor x^v gelegenen Metameren nicht ausschliessen, jedenfalls ist aber ontogenetisch und vergleichend-anatomisch ein scharfer Unterschied zu constatiren. Sollte auf einem Wege, den ich gleich angeben will, doch wahrscheinlich gemacht werden können, dass eine knöcherne Assimilation vor x^v gelegener Metameren statthatte, so müsste wohl überhaupt die Unterscheidung von proto- und auximetamerem Neocranium fallen gelassen werden. Die Möglichkeit einer Controle dafür, ob die vor *x* gelegenen Metameren knorplig ins Cranium assimilirt wurden, scheint mir (siehe p. 31 das vor der Kopfrippe gelegene Rippenrudiment zu bieten. In allen Fällen fand ich es knorplig auch da, wo es (Taf. XXXIX, Fig. 23) eine beträchtliche Grösse erreicht. Es wäre jedoch möglich, dass es bei irgend einem Exemplar, wo dieses Rudiment noch grösser ist, verknöchert wäre, und damit bestände immerhin eine gewisse Wahrscheinlichkeit, wenn auch nicht Nothwendigkeit, dass auch der zugehörige Neuralbogen knöchern war.

2) Von der Aenderung der Bezeichnung x^v in a^v sehe ich noch ab, bis die monophyletische Entstehung des protometameren Neocranium gesichert erscheint.

Anm. 1, p. 28). Dass übrigens das auximetamere Neocranium selbst nicht ganz einheitlich ist, dass vielmehr auch tiefere Einschnitte bestehen, das beweist das Rudimentärwerden des 2. Wirbelbogens der Dipnoer. Da sich dasselbe sowohl bei *Ceratodus* wie bei den Dipneumones findet, somit schon in früherer Zeit erworben wurde (will man nicht einen getrennten Verlust annehmen), wird man diesen Umstand nicht vernachlässigen dürfen und den bestehenden Gelenkbildungen für die Abgrenzung zwischen proto- und auximetamerem Neocranium nur einen sehr bedingten Werth zugestehen. Auch für die Holocephalen hat ja M. Fürbringer 1897 sehr wahrscheinlich gemacht, dass die Gelenkbildung in den Bereich des auximetameren Neocranium fällt.

Geben wir eine Uebersicht über die Occipitalia lateralia bei den Anamniern, so finden wir folgende Entstehungsweisen: Bei den Dipnoern sicher aus Neuralbogen. Wahrscheinlich findet im Princip eine gleiche Genese für das von *Amia*, *Lepidosteus* und *Polypterus* statt. Bei den Amphibien besteht es vielleicht aus einem an das fertige Cranium tretenden Knochen. Zu welcher Art das O. laterale der Teleostier gehört, ist eine offene Frage. Ausdrücklich sei bemerkt, dass das O. externum der Knorpelganoiden nicht etwa dem früher als „Exoccipitale" bezeichneten O. laterale der Dipnoer homolog ist, sondern einen ganz oberflächlichen Hautknochen vorstellt, der auch mit dem der Amphibien nichts gemein hat.

V. Zur Deutung der Kopfrippe, Beiträge zur Kenntniss der Wirbelsäule und unpaaren Flosse.

a) Die „Kopfrippe".

Die „Kopfrippe" hat von jeher der Deutung Schwierigkeiten gemacht. Bischoff 1840, Hyrtl 1845 bezeichneten sie bei *Lepidosiren* als Suspensorium des Schultergürtels, Owen als Scapula bei *Protopterus*. Peters sagt von ihr (1845, p. 13) bei *Protopterus*: „Er scheint dem eigenthümlichen Knochen des Batrachus am Hinterhaupt zum Schultergürtel zu entsprechen." Parker (1868, p. 21) nennt sie „the large first pharyngobranchial". In eine neue Phase schien die Auffassung dieses Skelettheils durch Günther's Arbeit 1871 zu treten, indem dieser p. 529 die Ansicht vertrat, dass man in ihm die 1. Rippe zu sehen habe. Seine Deutung fand keinen Anklang. Huxley 1873 nennt ihn Gaumen-Kiemenbein. Wiedersheim 1880 hält es für möglich, dass er eine Rippe (p. 167 und 168) sei, entscheidet sich aber nicht. Brühl 1880 bezeichnet ihn bei den Dipneumones als Procingulare. Bridge (1898, p. 345) sagt von ihm: „Morphologically, it may be considered to represent the costal element pertaining to the first neural arch", giebt aber keine Gründe hierfür an. Braus (1898) bezeichnet ihn bei *Ceratodus* beiläufig als 1. Rippe. Jaquet (1899) nennt ihn mit einem neutralen Namen Os cylindricum.

Bei dieser Divergenz der Meinungen ist es begreiflich, wenn in unseren verbreitetsten Lehrbüchern der vergleichende Anatomie keine der Deutungen angenommen wurde. Gegenbaur 1898 sagt p. 361: „Was es dagegen mit der sogenannten ‚Kopfrippe' für eine Bewandtniss habe, bleibt unsicher. Dass eine Rippe, die natürlich nicht dem Kopfe angehörte, hierher gelangte, kann als möglich gelten. Für die Forschung wird mit solchen Annahmen nichts geleistet." Und Wiedersheim 1902 sagt p. 95: „Eine genauere Kenntniss der Entwickelungsgeschichte des Dipnoerkopfes wäre von hohem Interesse, und sie würde wohl manches klar legen, was uns bis jetzt noch räthselhaft erscheint, wie z. B. die als ‚Kopfrippen' bezeichneten Spangen."

Es handelt sich zunächst darum, nachzuweisen, dass diese Gebilde der Dipneumones denen des *Ceratodus* homolog sind, denn für letzteren kann es beim Vergleich der Figg. 3 und 4 von Günther's Taf. XXXVIII, deren Richtigkeit ich bestätigen kann, nicht zweifelhaft sein, dass wir es hier mit einer

Rippe zu thun haben. Von entscheidender Bedeutung ist hier das Ansitzen an einem mit einem Neuralbogen versehenen Theil der Wirbelsäule.

Diese Bedingung wird aber, wie bisher angenommen wurde, bei den Dipneumones nicht erfüllt, denn hier sitzt die Rippe am O. laterale, und für die Wanderung der Rippe von caudalen Wirbeln nach vorne ist kein Beweis erbracht, ferner keine Erklärung dafür gegeben worden, warum bei *Ceratodus* direct hinter der Kopfrippe der nächste Wirbel eine Rippe trägt, während bei *Protopterus* erst 5 Wirbel später (also an seinem 6. Neuralbogen incl. O. laterale und ausgefallene Neuralbogen) und bei *Lepidosiren* nur 2 Wirbel weiter hinten eine Rippe ansitzt. Oder wurde etwa angenommen, dass die Rippe um diese ganze Wirbelzahl nach vorne gerückt sei?

Gerade der zweite Umstand des Bestehens eines weiten Zwischenraums zwischen „Kopfrippe" und erster folgender Rippe bei den Dipneumones scheint es gewesen zu sein, der zahlreiche Forscher abhielt, in der „Kopfrippe" eine Rippe zu sehen. Hat doch Niemand etwas Merkwürdiges darin gefunden, dass bei *Acipenser* Rippen am Kopfe sitzen, und doch sind es deren eine ganze Menge. Bei einem kleineren Exemplar von *Acipenser sturio* fand ich 5 gut ausgebildete und eine vor ihnen liegende rudimentäre, bei einem sehr grossen Exemplar derselben Species sogar noch eine 7. am Cranium [1]) sitzend. Hier trennt aber kein Sprung die 1. von der 2.

Die erste auf p. 30 gestellte Bedingung ist nun erfüllt durch den Nachweis, dass das O. laterale ein Neuralbogen ist. Der einzige Unterschied zwischen *Ceratodus* und den Dipneumones besteht darin, dass die Rippe bei ersterem am 3. Wirbel sitzt, bei den Dipneumones am 1. (vergl. Textfig. 8a, p. 24). Da kein Grund besteht, eine Wanderung, wie sie BRIDGE p. 362 statuirt, vorauszusetzen [2]), so dürfen wir annehmen, dass bei den Dipneumones der Schultergürtel sich mit der Rippe des 1. Wirbels verband, bei *Ceratodus* mit der des 3. [3]), und dass diese Rippen zufolge dieser Function erhalten, ja noch weiter ausgebildet wurden [4]).

Warum aber fielen bei *Protopterus* zwischen 1. und 6. Rippe vier, bei *Lepidosiren* zwischen 1. und 4. zwei aus? Dass die 2. Rippe mit Rückbildung ihres Wirbels bei allen Dipnoern auch zu Grunde ging, ist verständlich. Die Erklärung für das Ausfallen der anderen liefert uns die Muskulatur. Ueber den Rippen zieht die dorsale Rumpfmuskulatur mit ihren längsgerichteten Fasern hin (Taf. XXXIX, Fig. 23). Vor der 2. Rippe von *Protopterus* jedoch findet sich eine tiefere Lage von quer zur Längsaxe verlaufenden Muskelbündeln, die ihren Ansatz am caudalen Rande der Kopfrippe nehmen (siehe Taf. XXXIX, Fig. 23).

---

1) Nach M. FÜRBRINGER (1897 p. 454) sind bei *Acipenser* 5—6 occipito-spinale Nerven dem Kopf angegliedert. Ich finde bei dem erwähnten grossen Exemplar sogar 7. Es findet also eine allmähliche Angliederung von Segmenten statt. Es steht das mit der Anschauung SAGEMEHL's im Widerspruch, dass nur einmal bei der Erwerbung des Parasphenoids Wirbel assimilirt worden seien. Ganz abgesehen davon, dass keineswegs feststeht, ob das Parasphenoid der primäre Factor der Wirbelassimilirung war, muss bemerkt werden, dass das Hinterende des Parasphenoids in constantem caudalen Vorrücken begriffen ist, wie es überhaupt wohl derjenige Knochen des Fischcranium ist, der die grösste Zukunft hat.

2) Um ganz geringe Strecken mag vielleicht eine Verschiebung eintreten. So giebt BRIDGE (Taf. XXVIII, Fig. 1) für die Kopfrippe von *Lepidosiren*, die ich unter dem O. laterale befestigt finde, einen Ansatz vor diesem Knochen an. Ich kann jedoch dem p. 29 citirten Satze dieses Forschers nicht beistimmen, da dieser unter dem first neural arch nicht das Occipitale laterale verstand.

3) Eine solche Fixirung des Schultergürtels der Dipneumones und des *Ceratodus* an verschiedenen Rippen kann nicht befremden angesichts der 1898 von BRAUS für den Gürtel des *Ceratodus* nachgewiesenen oralen Wanderung. Bei den minder primitiven Dipneumones konnte die Wanderung sehr wohl eine höhere Excursion erreichen. Der um 2 Rippen weiter oral gelegenen Fixirung des Schultergürtels bei den Dipneumones entspricht keine Innervation der Flosse durch vor Nerv *a* gelegene Nerven, sei es dass die occipitalen Nerven sich nie an ihrer Innervation betheiligten, sei es dass sie bei der Reduction der Flosse aus deren Verband ausschieden. Die Möglichkeit letzterer Alternative erhellt aus Folgendem: Von den Nerven *x*, *1—11*, welche zur Flosse des *Ceratodus* treten, besitzt die Extremität des *Protopterus* nur 1—4. Da man nicht ohne weiteres annehmen darf, dass diese Reduction nur die caudal gelegenen Nerven betraf, kann man für möglich halten, dass einst auch Nerven, die vor *a (1)* lagen, zu ihr traten.

4) Für *Ceratodus* glaube ich wenigstens, dass die mächtigere Ausbildung der Rippe von dieser Function herrührt. Bei den Dipneumones mag allerdings die mächtige Ausbildung auf Kosten des Respirationsorgans su setzen sein.

Es ist klar, dass diese Muskelmasse beim Vorhandensein von Rippen in diesem Gebiete nicht functioniren konnte. Diese Rippen mussten rückgebildet werden, und nun nimmt der Muskel an der Stelle, wo sie einst lagen, seinen Ansatz. Auch am oralen Rande der 2. Rippe [1]) entspringen noch einzelne Bündel. Der Muskel ist wohl als eine Neubildung im Dienste der Respirationsorgane aufzufassen [2]). Bei *Ceratodus* (siehe Textfig. 8b) ist ein solcher Muskel noch nicht zur Ausbildung gekommen. Wir finden daher hinter der Kopfrippe die folgenden Rippen erhalten. Auch besteht bei *Ceratodus* insofern Gleichartigkeit zwischen der Kopfrippe und den folgenden Rippen, als sie genau in gleicher Richtung verlaufen. Anders ist dies bei *Protopterus* und *Lepidosiren*. Hier verläuft die Kopfrippe bei erschlafftem Muskel beinahe vertical nach unten. Auch ist es bei den Dipneumones (vergl. Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 13b u. c) an der Ansatzstelle der Rippe am Cranium zur Ausbildung eines ausgesprochenen Scharniergelenkes gekommen. Bei *Ceratodus* ist die Verbindung der Rippe mit dem Cranium noch eine intimere, eher synchondrotische.

Nach diesen von der vergleichenden Anatomie gegebenen Daten ist die Homologisirung der Kopfrippe der Dipneumones zwar nicht mit der Kopfrippe des *Ceratodus* selber, wohl aber mit einem ihrer Homodyname gesichert, und bei beiden kann kein Zweifel an ihrer Rippennatur mehr bestehen.

Eine andere Frage ist es, ob wir es hier wirklich mit der vordersten noch erhaltenen Rippe zu thun haben. Es erscheint mir dies einigermaassen fraglich. Am Vorderrand der „Kopfrippe" befindet sich bei *Ceratodus* und *Protopterus* ein kleines Knorpelchen (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 1, 2; Taf. XXXIX, Fig. 24), das theils übersehen, theils beschrieben, aber nicht gedeutet, theils für eine nur functionelle Erwerbung, die der Fixation des Schultergürtels dienen sollte, gehalten wurde. Der meines Wissens einzige Versuch einer Homologisirung durch W. K. Parker (1868), der in ihm das zweite Pharyngobranchiale sah, ist kein glücklicher. Den Knorpel als eine functionelle secundäre Erwerbung anzusprechen, ist zwar sehr leicht, bringt uns aber nicht weiter. Seiner Lage nach wäre dieser Knorpel am besten dem Rudiment einer Rippe zu vergleichen. Dem scheint die vollkommen abweichende Gestalt und das Fehlen jeglicher Verknöcherung entgegenzustehen. Ein Blick auf Fig. 22, Taf. XXXIX beseitigt diese Bedenken. Hier finden wir an der Vorderfläche des Processus haemalis 32 einen kleinen runden Knorpel, der aus einem vorhergehenden, ehemals verknöcherten Processus haemalis hervorgegangen sein muss (vergl. p. 32). Demnach möchte ich nicht die „Kopfrippe", sondern den oral an ihr sitzenden Knorpel als erste aus functionellen Rücksichten erhaltenen Rippe ansehen.

Dass der Knorpel eine Abgliederung vom Schultergürtel vorstellt, halte ich für wenig wahrscheinlich. Er ist von diesem bei *Ceratodus* durch reichliches Bindegewebe getrennt. Auch konnte ich in einem Falle beobachten, dass das vor dem der Kopfrippe zugehörigen Myoseptum liegende Septum an den Knorpel trat (siehe Textfig. 8b). Somit unterscheidet sich auch hierin der Knorpel nicht von anderen Rippen.

Bei *Protopterus* liegt der Knorpel in beträchtlicher Entfernung vom Schultergürtel, so dass eine Ableitung von diesem den grössten Schwierigkeiten begegnen würde. Dagegen lässt, wie ich glaube, der auf Taf. XXXIX, Fig. 23 abgebildete Fall kaum mehr einen Zweifel, dass man es mit einem Rippenrudiment zu thun hat. (In der Figurenbezeichnung wurde diese Rippe, da sie stark rudimentär ist, nicht zum Ausgangspunkt der Zählung gemacht.)

Es sei hier noch erwähnt, dass auch bei fossilen Dipnoern eine 1. Rippe aufgefunden wurde, die sich von den folgenden durch stärkere Ausbildung unterscheidet. So bei *C. sturii* (Teller, 1891, Taf. IV,

1) Ich halte es übrigens für sehr wohl möglich, dass individuell bei *Protopterus* auch vor dieser 6. Rippe noch Rippen, resp. Rippenrudimente vorkommen. An einem Skelet eines ca. 80 cm langen *Protopterus* der Münchener zoologischen Sammlung schien, soweit sich das an einem Trockenskelet noch feststellen liess, am 5. Wirbel linkerseits ein kleines Rippenrudiment zu sitzen.

2) Wiedersheim (1904, p. 32) fasst ihn als bei der Constriktion des Kehlkopfes thätig auf.

Fig. 1). Ganz auffallend ist ihre Dicke bei *Ctenodus obliquus* aus der Gaskohle (Fritsch, Taf. LXXVII, Fig. 5). Es ist bei diesem paläozoischen Dipnoer bereits eine Störung in der Homonomie der Rippen eingetreten, wie der recente *Ceratodus* sie erst in geringerem Grade zeigt.

b) Ueber Rippen und Wirbelsäule.

Es wurde auf p. 30 angegeben, dass Wanderungen von Rippen auf kurze Strecken stattfinden können. Den Beleg dafür liefert der folgende Befund. Bei einem Exemplar von *Ceratodus* beobachtete ich, dass das 8. Metamer (incl. Occipitale laterale) wie die vorhergehenden und folgenden an der linken Seite eine Rippe trug. Rechts dagegen (Taf. XXXIX, Fig. 24) fehlte dieselbe; dafür aber sassen am 9. Metamer 2 Rippen, wovon die orale, die eigentlich dem 8. Metamer zukäme, etwas rudimentär war.

Noch eine andere Beobachtung über die Rippen sei hier kurz erwähnt, da sie der Annahme, dass die unteren Rippen der Fische den Hämalbogen des caudalen Rumpftheiles entsprechen, was von mancher Seite bestritten wurde, zum sicheren Beweis dient. An 2 daraufhin untersuchten Exemplaren von *Ceratodus* fand ich, dass der 1. Hämalbogen im 32. Wirbel (incl. O. laterale) sitzt. Während nun bei den folgenden Hämalbogen distal an den Bogen sich noch 2 einfache Glieder anschliessen, fand ich, dass das proximalere von diesen (Taf. XXXIX, Fig. 22) an seinem distalen Ende eine Längstheilung aufwies und dass an Stelle des distaleren 2 Stäbe bestanden. Ferner liess sich am proximalen Ende noch ein kleiner Knorpel (Taf. XXXIX, Fig. 22) nachweisen. Es ist dieses Verhalten nicht anders zu erklären, als dass hier, nachdem der Hämalbogen des 31. Wirbels sich in Rippen auflöste, die distale Verlängerung ihre Stütze verlor, ihren Functionswerth einbüsste, theilweise rudimentär wurde, theilweise am caudal folgenden Bogen eine neue Stütze gewann. Diese Auffassung wird bestätigt durch den in Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 14, 15 abgebildeten Fall. Hier hat sich der Hämalbogen zwar auch schon in eine rechte und linke Hälfte getrennt, aber die beiden Stücke verharren noch annähernd in der ursprünglichen Lage. Entsprechend diesem späteren Eintreten der Umbildung des Hämalbogens in Rippen hat auch die Rückbildung der distalen Glieder des Bogens einen geringeren Betrag erreicht. Wir finden beide Glieder noch relativ gut erhalten (Taf. XXXVII, XXXVIII Fig. 14). Es lässt sich demnach hier aus individuellen Variationen am ausgewachsenen noch eine Umwandlung eines Hämalbogens in Rippen nachweisen. Aber auch für ein zweites caudaleres Metamer (32) ist die Sonderung eingeleitet. Hier liegt der eine Hämalbogentheil (Taf. XXXIX, Fig. 25) nur lose den anderen Theilen an. Auch die vor dem 31. Metamer liegenden Rippen lassen in ihrem stark caudalen Verlauf noch ihre Genese erkennen. Man wird in dem Umstand, dass es hier noch nicht zu einer festen Grenze zwischen dem Rippen und Hämalbogen tragenden Körpertheil gekommen ist, noch ein primitives Moment sehen dürfen.

Noch eine andere Beobachtung, die geeignet erscheint, das primitive Verhalten der Wirbelsäule der Dipnoer in das richtige Licht zu setzen, sei erwähnt. Man hat bei Selachiern und Knorpelganoiden neben den Bogenknorpeln noch die Intercalarknorpel unterschieden und in diesen Reminiscenzen an ähnliche Gebilde der Cyclostomen gesehen. Den Dipnoern schienen diese zu fehlen, bis 1893 Klaatsch (p. 151, Taf. VII, Fig. 5) dorsal eine Anzahl Knorpelchen fand, die er Interarcualia nannte; jedoch beobachtete er nur dorsale und stellte seine Untersuchungen nur an 2 Exemplaren an, so dass er es nicht ausschliessen konnte, dass man hier nur individuelle Varianten vor sich habe. Ich kann nun an 2 weiteren Exemplaren das Vorkommen der dorsalen bestätigen, zugleich aber das regelmässige Vorkommen von ventralen nachweisen (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 16). Es erscheint hiermit die Deutung als Intercalaria gesicherter.

Einer Erklärung dieser Knorpel aus Abgliederungen von den Basalknorpeln erwachsen wegen des Mangels eines Agens, das diese Abgliederung hätte bewirken können, bedeutende Schwierigkeiten; andererseits scheint die constante Lage nicht für eine secundäre Entstehung zu sprechen.

c) Ueber den primären Zusammenhang des Skeletes der unpaaren Flosse mit dem Axenskelet.

Noch für eine andere Frage kommt die Wirbelsäule der Dipnoer in erster Linie in Betracht. Stammen die Flossenträger der unpaarigen Flossen vom Axenskelet ab, oder verbanden sie sich secundär mit diesem? Ohne mich hier auf eine eingehende Discussion dieser Frage einzulassen, seien nur einige einschlägige Beobachtungen mitgetheilt. Schon durch GÜNTHER (1871, p. 528) wissen wir, dass den hinteren Wirbeln ein vom Neuralbogen gesonderter Processus spinosus fehlt. Er sagt: „We observe, that all at once, from the thirty-third segment, the neural spine coalesces with the gable portion of the neurapophysis". An meinem Exemplar erfolgt diese Aenderung nicht so plötzlich. Vielmehr finde ich am 32., das GÜNTHER's 30. Segment entsprechen würde, ein Uebergangsstadium. Rechterseits (Taf. XXXIX, Fig. 26) ist hier noch ein kleiner knöcherner Bogentheil erhalten; dagegen ist links (Fig. 22) nur noch der dem Bogen zu Grunde liegende Knorpel vorhanden und gegen den Basalknorpel nicht abgrenzbar. Demnach würde hier kein Verwachsen, wie GÜNTHER angiebt, sondern das Zugrundegehen (resp. Neuauftreten) eines Skelettheiles vorliegen.

Die Annahme, dass die Flossenträger secundär sich mit dem Axenskelet verbanden, stützt sich wohl bei den Dipnoern vornehmlich auf das Vorhandensein von Gliederungen. Nun habe ich eben von einem Gelenk zwischen Neuralbogen und Processus spinosus gesprochen. Nach BALFOUR und W. N. PARKER (1882, p. 410) müssten wir den Proc. spinosus als nicht zum Axialskelet gehörig betrachten. Dann aber würde vom 33. Wirbel ab ausser den Basalknorpeln kein axialer Skelettheil vorhanden sein. Dies ist nicht anzunehmen.

Doch man könnte ja die secundäre Verbindungsstelle von axialen und peripher entwickelten Skelettheilen weiter distalwärts verlegen. Hier aber wäre die Wahl eine vollkommen willkürliche, denn es kommen (siehe Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 17, und Taf. XXXIX, Fig. 22) hier 2 Gelenke in Betracht, das zwischen dem Proc. spinosus und zwischen Flossenstütze und das zwischen letzterer und dem Flossenträger [1]). In 2 Fällen konnte ich sogar noch eine weitere Gliederung nachweisen. Auf Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 17 *γ* ist der Flossenträger durch ein Gelenk gegliedert. Auffallend ist, dass in beiden Fällen die gegliederten Flossenträger der Knochenhülse entbehrten, während ich diese bei den ungegliederten nie vermisste. Vermuthlich dürfte auch die Gliederung in Proc. spinosi, Flossenstützen und Träger schon zu einer Zeit geschehen sein, als hier noch keine Verknöcherung aufgetreten war. Höchstens wäre daran zu denken, was allerdings sehr hypothetisch ist, dass dem Auftreten einer Verknöcherung, um die Biegsamkeit der Flosse zu erhalten, eine Gliederung parallel ging; dann wäre es auch leicht verständlich, warum sich bei dem wohl nahe verwandten *Ctenodus tardus* (FRITSCH, Taf. 80b) nur eine Gliederung in höchstens 2 Stücke findet.

Ueber die Gliederung des Flossenskelets von *Ctenodus obliquus* fehlt es uns leider an genügenden Anhaltspunkten; sie gerade würde uns eventuell sehr wichtige Einblicke in den Gang der Verknöcherung des Dipnoerskelets gewähren. Wenn nämlich, was nicht ausgeschlossen ist, da FRITSCH die beiden Thiere unter dem Namen *Ctenodus* vereinigt, die Flossenstützen s. l. von *Ct. obliquus*, ebenso wie von *Ct. tardus*, auch nur eine Gliederung in höchstens 2 Stücke aufweisen würden, so müsste man für diese Theile der Wirbel-

1) Als Flossenträger bezeichne ich den die hornigen Flossenstrahlen tragenden distalen Theil. WIEDERSHEIM (1902, Fig. 32) nennt ihn Flossenstrahl; desgl. wendet GEGENBAUR (1898, Fig. 143) diesen Namen auf die Gesammtheit der Stützelemente an. Ich folge dieser Bezeichnung nicht, weil der Name Flossenstrahl schon für die hornigen Flossenstrahlen vergeben wurde.

säule eine getrennt erworbene Verknöcherung bei *Ceratodus* und *Ctenodus obliquus* annehmen. Da nun aber (siehe p. 15) Grund zu der Annahme vorhanden ist, dass wichtige Bestandtheile des Schädeldaches von beiden Arten gemeinsam erworben wurden, würde sich für die Wirbelsäule s. l. eine spätere Verknöcherung als für den Schädel ergeben. Dieses stände im Einklang mit unseren Erfahrungen bei den Chondrostei. Dass die Gliederung das Skelet nicht schon in verknöchertem Zustand betraf, dafür mag vielleicht folgendes sprechen. In dem auf Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 17 δ abgebildeten Falle fand ich, dass 2 Proc. spinosi nur eine Flossenstütze tragen; die zu dem caudalen Proc. spinosus gehörige war an den Basalknorpel des nächsten caudal folgenden Metamers getreten, von dem nun eine Neurapophyse und eine Flossenstütze entspringt. Dabei ist bemerkenswerth, dass der aus 2 Gliedern bestehende Stab ebenso lang ist, wie die dreigliedrigen, oral und caudal von ihm gelegenen. Eine Neugliederung in 3 Stücke wurde jedoch durch die Knochenhülse verhindert.

Sass in dem erwähnten Fall nur eine Flossenstütze auf 2 Proc. spinosi, so ist auf Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 17 ε auch der umgekehrte Fall verwirklicht. Hier sitzen auf einem Hämalbogen 2 Flossenstützen. Dies ist jedoch nicht als ein Beweis dafür anzusehen, dass die Flossenstützen dem axialen Skelet fremd seien, und hier sich zufällig 2 mit einem Metamer des Axenskelets verbunden hätten; vielmehr findet sich caudal noch die Hämapophyse (Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 17 ζ), zu der die caudalen Stützen und Träger gehören. Auch der auf Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 17 β abgebildete Fall des Auftretens von 2 Flossenträgern dürfte als durch Concrescenz entstanden zu beurtheilen sein, obwohl er auf den ersten Blick mehr für eine Gabelung zu sprechen scheint. Die Verhältnisse der Basalknorpel lassen auch bei Fig. 17 α eine Concrescenz als wahrscheinlich erscheinen [1]).

Alle diese Beobachtungen beweisen deutlich, dass die Stützelemente der unpaaren Flossen der Dipnoer, so wie GEGENBAUR annahm, als mit dem Axenskelet in Verband entstandene anzusehen sind. Das Gleiche vertrat auch THACHER 1877; seine Beweisführung erfuhr aber durch MIVART 1879 eine theilweise nicht ganz unberechtigte Kritik.

Bei der Betrachtung der unpaaren Flossen anderer Ordnungen wird für die Beurtheilung dort sich vielfach findender (von den Meisten als primär betrachteter) Discrepanzen zwischen der Anzahl der Wirbelsegmente und der über ihnen liegenden Strahlen nicht ausser Acht zu lassen sein, dass solche Discrepanzen, ebenso wie Ablösungen vom Axenskelet, wenn auch in bescheidenem Maasse, bei den Dipnoern secundär auftreten.

Wie ich nachträglich [2]) sehe, führt H. BRAUS 1904 in seiner Arbeit: „Die Entwickelung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskelets", in O. HERTWIG's Handbuch der Entwickelungsgeschichte, p. 187 eine briefliche Mittheilung von GR. KERR an ihn aus dem Jahre 1902 an, aus welcher hervorgeht, dass ontogenetisch bei *Lepidosiren* der Nachweis einheitlicher Entstehung der Dornfortsätze und Flossenstützen zu erbringen ist.

VI. Der Nackenstachel der Pleuracanthiden und die unpaaren Flossen der Selachier und Holocephalen.

Es liegt mir fern, hier eine abgerundete Studie über die unpaaren Flossen der Selachier geben zu wollen. Dies würde weit über den Rahmen dieser Arbeit hinausgehen. Im Anschluss an den vorigen Abschnitt, in dem ich für eine primäre Continuität des inneren Flossenskelets der Dipnoer mit dem Axenskelet

1) Diese Verwachsungen von Flossenradien zeigen manche Parallele zu den Concrescenzen von Kiemenradien, auf die ich 1903, p. 420—425, die Entstehung der mannigfaltig gegabelten Radiensysteme zurückführte.

2) Meine Arbeit wurde schon im October 1903 der naturwissenschaftlichen Facultät der Universität München eingereicht.

eintrat, sei aber diese Frage auch bei Selachiern und Holocephalen erörtert. Dann soll kurz auf den Zerfall der continuirlichen Flosse in Einzelpinnae eingegangen werden, ferner sei über die Geschichte der Stachelflossen berichtet und hierbei auch die interessante Frage nach der morphologischen Bedeutung des Kopfstachels der Pleuracanthiden erörtert.

Es erscheint mir erlaubt, diese und eine Reihe anderer Fragen hier ohne weiteres Ausholen zu erörtern, da uns gerade in diesem Jahre zwei Arbeiten von H. Braus (siehe Literaturverzeichniss) eine zusammenhängende Darstellung der Geschichte der Flossen gegeben haben. Auf sie sei hier, namentlich auch mit Rücksicht auf die Literatur, verwiesen; wie man im Verlaufe dieses Abschnittes ersehen wird, stimme ich in den Hauptfragen mit Braus überein.

a) Der Kopfstachel der Pleuracanthiden.

„Die Kopfstachel bleiben der eigenthümlichste Besitz der Pleuracanthiden, da sich etwas Aehnliches nirgends unter den Haien und Rochen wiederfindet", sagt Jaekel 1895, p. 79—80.

Diese Eigenthümlichkeit hat dazu geführt, dass sich die Ansichten über die morphologische Bedeutung dieser wichtigen und so häufigen Gebilde schroff gegenüberstehen. Während Brongniart 1888 und Jaekel 1895 annehmen, dass wir es hier mit einem Flossenstachel zu thun hätten, treten Fritsch 1889, 1895 und Reis 1897 dem auf das entschiedenste entgegen. Brongniart spricht ohne weitere Begründung von dem Nackenstachel als dem ersten Stachel einer nageoire céphalique. Auf seinem Restaurationsbild deutet er hinter dem Stachel noch 4 Radien an; solche Radien scheinen später niemals mehr beobachtet worden zu sein. Schon 1889 trat Koken, gestützt auf das Berliner Material, diesen Anschauungen entgegen, und 1895 wies Fritsch an der Hand des Brongniart'schen Materiales selbst dessen Deutung zurück. Jaekel hält den Stachel namentlich seines histologischen Charakters wegen für einen Flossenstachel. Gerade aus histologischen Gründen sucht Reis darzuthun, dass er kein solcher sei. Ich glaube nicht, dass man nur aus dem histologischen Bau zweier Organe auf deren Homologie oder Nicht-Homologie schliessen darf.

Wenn man nun aber nachforscht, was sonst noch an Material für die Beurtheilung dieses Gebildes beigebracht wurde, so findet man bitter wenig. Jaekel glaubt, für die Flossenstachelnatur anführen zu können, dass der Stachel mit einer Pseudopulpa einem Knorpelzapfen aufsass; genau das gleiche Argument wendet Reis dagegen an.

Sonst ist nichts zu Gunsten einer Flossenstachel-Natur vorgebracht. Das Nächstliegende wäre gewesen, zu erklären, wie ein solcher Flossenstachel an das Cranium gelangen konnte; auch bei der „Kopfrippe" (p. 29 und 30) sahen wir, dass sich der Widerstand gegen die Deutung als Rippe dadurch erklärte, dass man nicht verstand, wie eine solche an das Cranium gelangen konnte.

Eine solche Lagerung einer unpaaren Flosse resp. Flossenrudimentes auf dem Cranium kann auf zweierlei Weise zu Stande kommen.

Einmal dadurch, dass eine vom Axenskelet getrennte Flosse secundär von hinten nach vorne auf den Kopf wandert. Bei den Teleostiern sind uns hierfür manche Beispiele bekannt. Gegen eine solche Auffassung scheint sich Reis zu wenden, wenn er p. 72 angiebt, da in anderen Fischklassen niemals eine Lage der 1. Dorsalis oral vor den Brustflossen sich finde, sei eine solche auch bei den Pleuracanthiden sehr unwahrscheinlich. Dabei lässt Reis ausser Betracht, dass bei den Pleuracanthiden ganz andere Verhältnisse bestehen wie bei den anderen Fischklassen (excl. Dipnoer und Holocephalen). Eine solche Wanderung ist doch physiologisch nur verständlich bei Fischen, deren ehemalige continuirliche Flosse schon in kürzere differenzirte Einzelflossen zerfallen ist. Dies ist aber bei den Pleur-

acanthiden nicht der Fall. So grosse Verschiedenheiten sonst in der Auffassung der Organisation der Pleuracanthiden sich finden, darin stimmen die Autoren, mag man nun die Restauration von Brongniart, Döderlein, Fritsch oder Reis zu Grunde legen, überein, dass die unpaare Flosse continuirlich bis in die nächste Nachbarschaft des Kopfes reicht. Von den üblichen sehr abweichende physiologische Vorstellungen über die Function der Flosse würden dazu führen, anzunehmen, hier hätten sich eine Anzahl vorderer Flossenstützen von der übrigen Flosse getrennt und hätten eine Wanderung auf das Cranium angetreten, zwischen sich und dem Rest der Flosse die bekannte Lücke von ca. 11 Segmenten lassend. Ich halte demnach eine solche Wanderung der speciellen Organisationsverhältnisse der Pleuracanthiden wegen nicht für möglich, nicht aber, wie Reis, deshalb, weil bei anderen Fischen nie eine unpaare Flosse vor den paarigen stände; diese Behauptung von Reis trifft auch nicht allgemein zu.

Wie aber ist, wenn man eine solche Wanderung verwirft, dann überhaupt noch die Deutung des Stachels auf dem Kopfe als Flossenstachel möglich?

Ich glaube, dass nach den oben p. 30 und 31 gegebenen Ausführungen über die Kopfrippe der Dipnoer und deren Occipitale laterale die Erklärung eine nicht allzu schwere ist.

Dass die Selachier, Crossopterygier, Ganoiden und Teleostier an ihr Cranium Wirbel angliedern, ist eine längst bekannte Thatsache (vergl. namentlich Rosenberg, Gegenbaur, M. Fürbringer); dass ein gleicher Vorgang auch bei den Dipnoern statthat, wurde oben dargelegt. Mit den Wirbelbögen aber gelangen auch deren Appendices an das Cranium, so z. B. bei Dipnoern, Chondrostei und Teleostiern Rippen und Dornfortsätze.

Ich habe nun oben gezeigt, dass bei den Dipnoern zwischen Dornfortsätzen und Flossenstützen kein Unterschied zu machen ist. Wie man sich an jeder Abbildung eines Skelets der Dipnoer — ich verweise hier nur auf Günther (1871, Taf. XXX) und Bischoff (1840, Taf. II) — überzeugen kann, verlieren, je weiter man oralwärts geht, die Flossenstützen ganz allmählich an Länge und Ausbildung, und es bleibt schliesslich oral (vergl. Taf. XXXVII, XXXVIII, Fig. 11) nur ein einheitliches, übrigens noch recht langes Glied übrig. Bei *Lepidosiren* nimmt überhaupt die Länge des dorsalen Aufsatzes der Neuralbogen oralwärts nicht ab. Diese untersten Flossenstützen resp. Processus spinosi treten nun naturgemäss mit den assimilirten Neuralbogen ans Cranium (vergl. Fig. 11 u. 12, Taf. XXXVII, XXXVIII). Wir haben hier demnach eine noch stark prominirende ehemalige Flossenstütze am Cranium. Dass die unpaare Flosse einst bis auf das Cranium trat, ist leicht aus Semon's Normentafel der *Ceratodus*-Entwickelung (1901, Taf. II) zu ersehen.

Ein ähnliches Vorkommniss von Flossenstützen auf dem Cranium findet sich bei recenten Selachiern nicht; bei ihnen war eben schon die hochgradige Rückbildung der continuirlichen Pinna eingetreten, als die letzten Wirbelassimilationen erfolgten. Sehen wir uns aber unter den Fischen nach Formen mit kontinuirlicher Flosse um, so fallen uns sofort die Pleuracanthiden in die Augen; bei ihnen ist die Flosse, soweit sie erhalten ist, sogar noch besser entwickelt als bei den Dipnoern: nur etwa 11 Segmente trennen ihr Vorderende von dem Hinterrande des Schädels. Welcher Genese auch immer der Nackenstachel sein mag, so viel steht fest und wird wohl auch von den Autoren, die im Nackenstachel keinen Flossenstachel sehen, zugegeben, dass das Fehlen von Flossenstützen über den ca. 11 Segmenten eine secundäre Rückbildung ist, die eben durch die starke Ausbildung des Nackenstachels, um diesem freiere Functionirung zu erlauben, veranlasst wurde. Dann aber lag der Nackenstachel direct vor den anderen Flossenstützen, d. h. er war der erste bewehrte Strahl der Flosse. Angesichts der bei fast allen Vertebraten beobachteten Assimilation von Wirbeln im hinteren Bereiche des Schädels würde es höchst auffallend sein, wenn nur bei den Pleuracanthiden eine solche ausgeblieben sein sollte. Trat aber eine solche Assimilation eines Neuralbogens bei den Pleuracanthiden — wie wir gezwungen sind, sie anzunehmen — ein, dann musste auch der dorsale An-

hang der Flossenstachel an das Cranium treten. Es ist eine häufig beobachtete Thatsache (vergl. oben p. 29), dass die Wirbelassimilation an das Cranium, nachdem sie eine Zeit lang angehalten hat, sistirt und dass eine Gelenkbildung auftritt. Hierher gehören z. B. die Holocephalen, Sauropsiden und Mammalien. Ein zu lang gestreckter, starrer Körper (das Cranium mit seinen assimilirten Wirbeln), der gegen die Wirbelsäule schlecht beweglich ist, würde im Kampf ums Dasein zu ungeeignet sein; so kommt es zur Gelenkbildung. Bei den Pleuracanthiden ist als Anlass für eine Gelenkbildung überdies die Nothwendigkeit der Functionirung des Stachels vorhanden. Solange dieser noch der frei beweglichen Wirbelsäule zugehörte, war er durch die Beweglichkeit seines Basalknorpels leicht in Function zu setzen. Nun ist sein Basalknorpel mit dem Cranium verschmolzen, das ganze Cranium wirkt als Basalknorpel; soll der Stachel[1]) bewegt werden, so muss das ganze Cranium bewegt werden. Daher die Gelenkbildung.

Einem kleinen, der freien, gegliederten Wirbelsäule aufsitzenden Basalknorpel entspricht ein kleiner Stachel (siehe Spinaciden, Textfig. 20). Bei *Cestracion* werden die Beziehungen von Basalknorpel und Stachel zur Wirbelsäule schon aus dem Bau der letzteren ersichtlich. Finden wir bei den Spinaciden (Textfig. 10 u. 20) die Wirbelsäule unbeeinflusst unter der Stachelflosse hinwegziehen, so tritt bei *Cestracion* (Textfig. 23a) eine Einbuchtung zur Aufnahme der Flossenbasis auf; der Stachel ist recht mächtig. Sind hier bei *Cestracion* intimere Wechselbeziehungen zwischen Stachelflosse und Wirbelsäule gerade erst ein-

Fig. 9a.

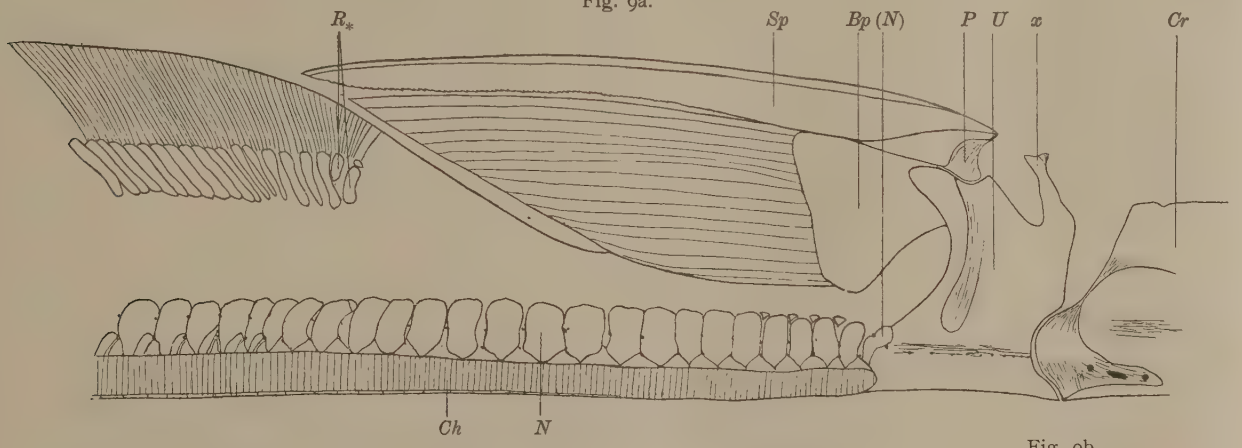


Fig. 9b.

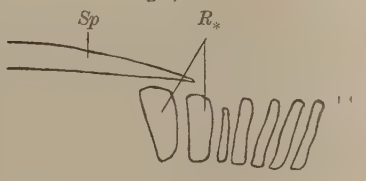


Fig. 9a—b. *Chimaera monstrosa.* Seitliche Ansicht des Skelets der Stachelflosse, des Anfangs der Wirbelsäule und des vorderen Teiles der Rückenflosse. *Cr* Cranium, *x* Fortsatz der aus verschmolzenen Neuralbogen bestehenden Unterlage *U* des Stachels, *P* Radius, auf dem sich der Stachel angelegt hat, *N* Neuralbogen (*N*) ein Neuralbogen, der gerade *U* angegliedert wird, *Bp* Basalplatte, *Sp* Stachel, R_* Radien, die charakteristische Lageveränderungen zeigen; für Fig. 9b gelten dieselben Bezeichnungen. Vergr. Fig. 9a—b ca. 1 : 1.

geleitet, so erreichen sie bei den Holocephalen schon einen sehr hohen Grad. Hier (vergl. Textfig. 9a) verschmelzen die unter dem Stachel liegenden Wirbel, und diesem mächtigen Widerlager entspricht ein sehr kräftig entwickelter Stachel. Bei *Chimaera* sitzt der Stachel auf einem Complex von 12—13 verschmolzenen Wirbeln (M. Fürbringer, 1897, p. 366). Bei einem kleinen Exemplar von ca. 70 cm (Textfig. 9a) finde ich erst 11 Wirbel verschmolzen; ein 12. ist zwar schon angefügt, aber noch durch Naht getrennt. Es geht daraus hervor, dass das Wachsthum des Stachels bei den Holocephalen noch keinen Abschluss fand. Bei *Callorhynchus* sind nach Joh. Müller 13 Wirbel verschmolzen.

1) Am Stachel selber scheinen keine Muskeln gesessen zu haben; immerhin ist hier Vorsicht geboten, denn z. B. bei *Cestracion* (Textfig. 23a) finde ich Muskeln am Stachel sich anheftend, ohne dass dessen Relief dadurch beeinflusst ist.

Der mächtige Stachel der Holocephalen wird aber, was die absolute Grösse anlangt, noch in Schatten gestellt durch den der Pleuracanthiden, wo das ganze Cranium als Widerlager dient.

Durch die starke Ausbildung des Pleuracanthidenstachels, der, wie uns alle Funde lehren, stark nach hinten geneigt war (vergl. namentlich die Restaurationen von Döderlein und Reis, l. c.), wird die direct an ihn anschliessende, nun durch ein Gelenk von ihm getrennte Rückenflosse beeinträchtigt. Mit seiner successiven Ausbildung müssen sich deren vordere Theile successive zurückbilden; es kommt zur Bildung des Spatiums von ca. 11 flossenträgerlosen Segmenten.

Ganz die gleiche Beziehung besteht zwischen dem Flossenstachel der recenten Holocephalen und deren continuirlicher Flosse. Bis unter die hintere Spitze des Stachels erstrecken sich die Flossenstützen nach vorn (siehe Textfig. 9a—b).

Es hat bei *Chimaera* die Ausbildung des Stachels ein Fehlen der Flossenstützen über, bei dem abgebildeten Fall, ca. 16 freien Wirbelsegmenten veranlasst. Da nun bei *Chimaera* auf ein Wirbelsegment ca. 2 Flossenstützen kommen, so müssen mehr als 30 Flossenstützen ausgefallen sein. Bei den Pleuracanthiden muss der Ausfall, da hier ebenfalls ca. 2 Stützen auf einen Wirbel kommen, mehr als 20 betragen.

An dieser Figur 9a, ebenso wie an 9b, ist noch eine wichtige Eigenschaft der vordersten Flossenstützen und Hornstrahlen zu erkennen. Die caudalsten von den auf der Figur noch wiedergegebenen Flossenstützen lassen eine starke Neigung nach hinten erkennen; in den caudal weiter folgenden, hier nicht mehr abgebildeten Theilen der Flosse ist diese Neigung noch stärker. Vergleichen wir hiermit nun die Stellung der vordersten Stützen, so fällt auf, dass diese eine genau ventro-dorsale, ja sogar (Strahlen R_*) eine etwas nach vorne geneigte Lage einnehmen. Die gleiche Lageveränderung finden wir auch bei den Hornstrahlen (Textfig. 9a).

Der Grund dieses eigenthümlichen Verhaltens scheint vielleicht der zu sein, dass der Stachel, der mit seiner Spitze den vordersten Strahlen aufliegt, durch diese, wenn sie perpendiculär gestellt oder ein wenig nach vorne geneigt sind, eine viel bessere Stütze erhält, als wenn sie nach Art der anderen sich caudal neigten. Durch die auch genau perpendiculär ziehende Muskulatur der Pinna sind die senkrechten Strahlen gut fixirt und machen es dem Stachel so unmöglich, sich mit seiner Spitze weiter zu senken und eventuell eine Verletzung des Rumpfes herbeizuführen. Dass eine solche sonst wirklich möglich wäre, lehren auch Schutzeinrichtungen anderer Art, die im Kampf ums Dasein herangezüchtet worden.

Bei einem sehr hohen [1]) Procentsatz von Chimären finden wir nämlich den Stachel nicht genau in der Mediane liegend, wo er eine Verletzung der hohen Rückenflosse leicht verursachen könnte; vielmehr lagert sein caudaler Theil in einer von der Mediane nach links abweichenden Rinne. Dass aber die oben beschriebene Lageveränderung der vordersten Flossenstützen und Flossenstrahlen wirklich für die Stützung des Flossenstachels erfolgte und nicht nur durch einen Zug, der durch die Einbettung der zum Stachel gehörigen Flosse in die Falte hervorgerufen wurde, zu erklären ist, scheint mir dadurch bewiesen zu sein, dass die vordersten Strahlen entweder besonders mächtig (Textfig. 9b) ausgebildet sind, oder dass sogar (Textfig. 9a) die Bildung einer höheren stützenden Einheit angebahnt ist [2]).

1) Immerhin fand ich Exemplare, wo der Stachel wirklich in der Mediane lag. Die Bildung der Rinne dürfte überhaupt ein recht spätes Ereigniss sein, denn sonst würden wir die Abweichungen von der Mediane wohl höhere Grade erreichen sehen.

2) Es muss weiterer Untersuchung vorbehalten bleiben, festzustellen, ob eine höhere Differenzirung der unter dem Stachelende gelegenen Radien der Holocephalenflosse allgemein besteht. Sollte dies nicht der Fall sein, so müsste dann doch allein der erwähnte Zug, welcher bei der Einbuchtung der ehemals continuirlichen Flosse ausgeübt wurde, für die Rotation der Radien verantwortlich gemacht werden. Ich würde mich gegen eine solche Art der Erklärung, die auch die Lage der vorderen Dornfortsätze der Pleuracanthiden verständlich machte, um so weniger sträuben, als ich auch die mehr oder weniger horizontale Lage hinterer Radien der Squalidenpinnae (vergl. p. 47) auf eine Rotation, die der Bildung der hinteren Einbuchtung dieser Flossen parallel ging, zurückführe.

Dabei genügte es vollkommen, wenn nur gerade die unter dem jeweiligen Stachelende gelegenen Flossenstützen dieser Stützfunction dienten. Die mehr oralen, die einst den gleichen Dienst thaten, wurden durch hintere abgelöst und konnten degeneriren.

Sehen wir nun zu, ob sich bei den Pleuracanthiden eine ähnliche Vorrichtung zur Hemmung des Stachels findet. Dieses ist allerdings der Fall. So verschieden auch die Reconstructionen des Pleuracanthidenskelets durch Brongniart, Döderlein, Fritsch und Reis ausgefallen sind, das ist doch Keinem entgangen, dass die vorderen Dornfortsätze nach vorne gebogen sind. Freilich der einheitlichen Beobachtung entspricht keine gleiche Deutung: Fritsch, Jaekel, Reis, Jeder giebt eine andere Erklärung. Auch mir ist es nicht möglich, mich einer der bisherigen Erklärungen anzuschliessen; ich sehe vielmehr in diesen Erscheinungen bei den Pleuracanthiden eine analoge Bildung wie bei den Holocephalen. Konnten bei den Chimären die Dornfortsätze nicht selber der Stützung des Stachelendes dienen, da gar keine ausgebildet sind, so ist dieses bei den Pleuracanthiden anders. Hier sind die Dornfortsätze weit dorsalwärts entfaltet. Sie konnten natürlich aus den oben bei den Holocephalen erörterten Gründen eine Stützung weit besser leisten, wenn sie sich nicht nach hinten neigten. Eine senkrechte Stellung (Döderlein's Fig. p. 124), musste das Zweckmässigste sein; auch die winklige Gestalt (vergl. Döderlein's erwähnte Figur; Reis, Taf. I, Fig. 1; Fritsch, Taf. XCVI, Fig. 3) ist für eine Stützung zweckmässiger als die nach hinten geneigte. Immerhin halte ich es für möglich, dass diese Vorbiegung der Spitzen, die wir (vergl. Döderlein's und Fritsch's Figur) bei den vor dem hinteren Ende des Stachels liegenden Dornfortsätzen finden, eine Anpassung ist, die es ermöglichen sollte, dass der Stachel sich in eine tiefe Rinne der Haut legte. Gewiss wäre derselbe Zweck auch durch eine vollständige Rückbildung dieser Dornfortsätze erreicht worden; aber ein zur Wirbelsäule gehörender Dornfortsatz, der direct über der Medulla spinalis liegt, kann sich nicht so ohne weiteres zurückbilden wie eine freie Flossenstütze. Bei den vordersten Dornfortsätzen (siehe Figur Döderlein's; Reis, Taf. I, Fig. 1; Fritsch, Taf. XCII, Fig. 1; Taf. XCVI, Fig. 3) ist übrigens eine theilweise Rückbildung schon eingetreten. Blieben die Dornfortsätze erhalten, so gilt das Gleiche nicht von den Flossenstützen; sie verschwanden genau so wie bei den Holocephalen. Besser als bei diesen kann man bei den Pleuracanthiden ihr allmähliches Rudimentärwerden am Vorderende erkennen (vergl. die Figur Döderlein's, sowie Reis, Taf. I, Fig. 1; Fritsch, Taf. XCVII). Wie die Flossenstützen der Holocephalen, welche unter dem Stachelende liegen, eine perpendiculäre Lage zeigen, so thun es bei den Pleuracanthiden die Dornfortsätze (vergl. die Figuren von Döderlein, Reis sowie Fritsch, Taf. XCVI?). Das Gleiche muss von den zu diesen Dornfortsätzen gehörigen Flossenstützen angenommen werden, soweit sie noch vorhanden waren. Leider lassen hier die Figuren im Stich, da offenbar auf diese Verhältnisse von Niemand Gewicht gelegt wurde. Auf der Reconstruction Brongniart's, die in Zittel's Lehrbuch überging (p. 532, Fig. 1423), scheinen allerdings die vordersten Strahlen annähernd senkrecht zu stehen; doch ist diese Restauration nur von bedingtem Werth. Dass der Stachel der Pleuracanthiden, wie Reis (1897, p. 75) ausführt, in einer Hautfalte eingebettet lag, halte ich nach meinen obigen Ausführungen für sehr möglich.

Im Uebrigen kann ich jedoch den Ausführungen von Reis vielfach nicht zustimmen. Dass dem Nackenstachel keine Schneide zukommt, ist kein Beweis dagegen, dass er einst ein Flossenstachel war. Wir finden bei diesen Gebilden eine successive Aenderung der Function. Noch bei manchen Haien ist er wenig mehr als ein Wellenbrecher, bei den Holocephalen dagegen schon eine gefährliche Waffe. Die Angabe von Reis (p. 74), dass der Stachel kein Flossenstachel sei, weil er unbeweglich einem Knorpelzapfen des Cranium aufsitze und nicht durch einen beweglichen Trageknorpel mit diesem in Verbindung stehe, wird durch meine obigen Ausführungen, dass er gar nicht, sich aus seinem Verband lösend, aufs Cranium trat, sondern im Verband mit den ihm unterliegenden Theilen diesen einverleibt werde, hinfällig. Im Be-

reiche des Cranium ist es aber selbstverständlich, dass Processus spinosi ihre Beweglichkeit gegen die anderen Theile verlieren und verschmelzen können (vergl. bei *Ceratodus* p. 26). Das Vorhandensein eines Occipitalgelenkes ist nach meinen obigen Ausführungen nicht nur kein Hinderniss gegen die Homologisirung mit einem Flossenstachel, es ist vielmehr für die Functionirung eines einmal in das Cranium aufgenommenen Stachels sogar nothwendig. Dass eine Flossenhaut sich caudal an den Stachel schloss, ist möglich, bisher aber nicht erwiesen. Sie konnte bei einem einer neuen Function vollkommen angepassten Flossenträger durchaus verschwinden. Schon bei den Holocephalen (Textfig. 9a) wird ja die zum Stachel gehörige Flosse unbedeutend und tritt offenbar nur zeitweise in Action.

Es könnte den hier gegebenen Ausführungen gegenüber behauptet werden, dass im Gegensatz zu den anderen Fischen die Pleuracanthiden, wie geringe Wahrscheinlichkeit dies auch hat, keine Wirbel ans Cranium angegliedert hätten. Diesen Einwand kann man zwar an der Hand der Nervenverhältnisse nicht entkräften, da diese unbekannt sind; immerhin aber glaube ich, dass aus dem vorliegenden Material doch wahrscheinlich zu machen ist, dass Wirbel aufgenommen wurden. Das Palaeocranium erstreckt sich bekanntlich nur wenig über die Gehörkapsel nach hinten; was weiter hinter dieser liegt, sind sicher secundär aufgenommene metamere Elemente. Vergleichen wir nun z. B. FRITSCH's Fig. 1, Taf. XCIII, eines *Pleuracanthus*-Cranium mit den Selachier-Crania, die GEGENBAUR, 1872, Taf. VII und VIII abbildete, so zeigt sich sofort, dass der hinter der Ohrkapsel gelegene Theil des Cranium der Pleuracanthiden auch bei Annahme starker Quetschungen zum mindesten nicht kürzer ist als bei den anderen Selachiern. Es dürfte sich aber der Nachweis einer Angliederung von Wirbeln an das Cranium auch direct erbringen lassen; so glaube ich, dass die (FRITSCH, Taf. LXXXIb) mit *o* bezeichneten Knorpelkörper angegliederte Neuralbogen vorstellen, welche hier durch die starke Quetschung, der das Skelet unterlag, mit ihrer Längsaxe wie andere massive Skelettheile aus der ventro-dorsalen in die horizontale Richtung verlagert wurden. Hoffentlich wird Untersuchung an anderem Materiale hier volle Aufklärung bringen.

b) Ueber die unpaaren Flossen der Squaliden.

1. Ueber die Pinnae der Notidaniden und von *Chlamydoselachus*.

Ich möchte hier zunächst der p. 146 von REIS geäusserten Ansicht, dass die Dorsalflossen der Notidaniden und des *Chlamydoselachus* einst Flossenstacheln trugen, entgegentreten, dies um so mehr, als ähnliche Anschauungen auch von anderer Seite vertreten wurden, und dann einige allgemeinere Beobachtungen an den unpaaren Flossen der Selachier mittheilen.

Bei den stacheltragenden Spinaciden, Cestraciontiden und *Hybodus* finden wir stets die vordere und hintere Dorsalis mit einem Stachel versehen, und es haben sich bei ihnen die charakteristischen Verschmelzungen der dem Stachel benachbarten Knorpelradien unter einander sowie mit der Knorpelpulpa des Stachels ausgebildet. Bei allen Selachiern mit Stacheln finden wir diese Verschmelzungen (ich verweise hier nur auf die zahlreichen von THACHER 1877, MIVART 1879, MAYER 1885, BROWN 1900, Taf. XV, Fig. 1 und Taf. XVI, Fig. 1, und BRAUS 1904 mitgetheilten Figuren sowie auf meine Textfigg. 10, 20, 23).

Auf die Gründe dieser Concrescenzen werde ich weiter unten eingehen.

Rückbildungen solcher Stacheln kommen nun bei Thieren mit sich rückbildenden Flossen vor: so unter den Spinaciden bei *Scymnus* und *Laemargus* (vergl. HELBING 1903, der noch deutlich histologisch die Reste von Stacheln nachwies). Näher hierauf einzugehen, liegt für mich kein Grund vor, da wir wohl von HELBING eine ausführlichere Schilderung dieser Verhältnisse zu erwarten haben. So viel lässt sich aus

den beiden hier gegebenen Skizzen der vorderen und hinteren Dorsalis von *Scymnus* (Textfig. 10) ersehen, dass, auch wenn die Stacheln ganz verschwunden wären, wir in der Configuration der Knorpel den sicheren Beweis für deren ehemaliges Bestehen hätten.

Fig. 10a.

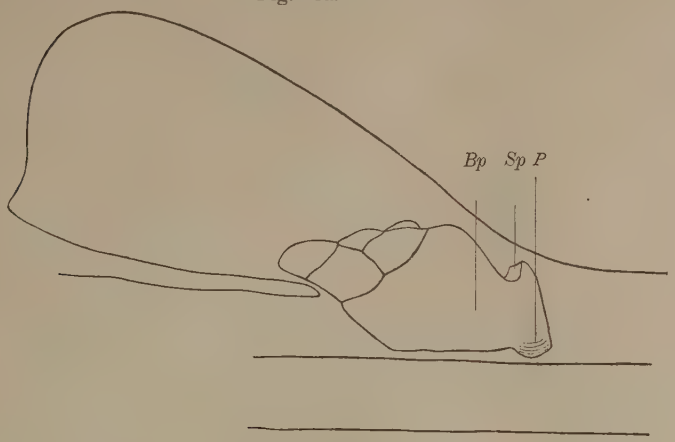


Fig. 10b.

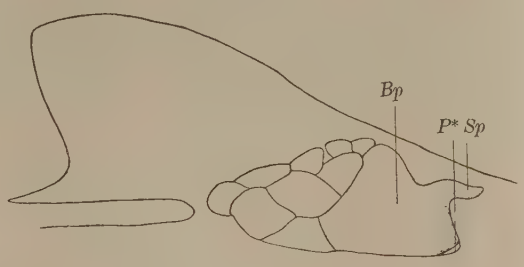


Fig. 10a u. b. *Scymnus lichia.* Skelet der vorderen Dorsalis a, Vergr. ca 1:1, der hinteren b, Vergr .5:6. Der Theil *P* ist an seiner Gestalt deutlich noch als Radius, dem der Stachel zukam, zu erkennen. An der vorderen Flosse besteht *Sp* aus äusserst resistentem Gewebe, an der hinteren ist der ganze punktirte Theil besonders resistent, während der schmale Streif *P** plötzlich ganz weichen Knorpel zeigt. Die Textfig. 20, p. 52 von *Acanthias* lässt erkennen, dass auch bei den Spinaciden mit noch ausgebildetem Stachel am unteren Ende ein gleicher schmaler Streif des Knorpelradius zu sehen ist. *Bp* Basalplatte.

Fig. 11.

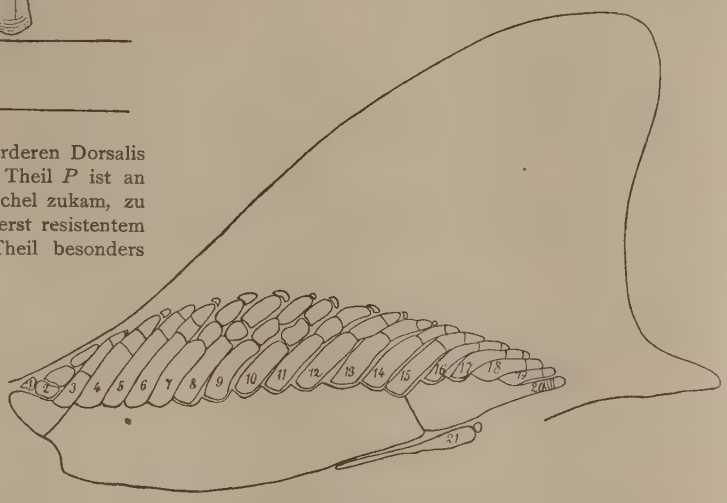


Fig. 11. *Heptanchus cinereus.* Dorsalis. Bemerkenswerth ist die Lage des Radius 21. Vergr. ca. 3:2.

Fig. 12.

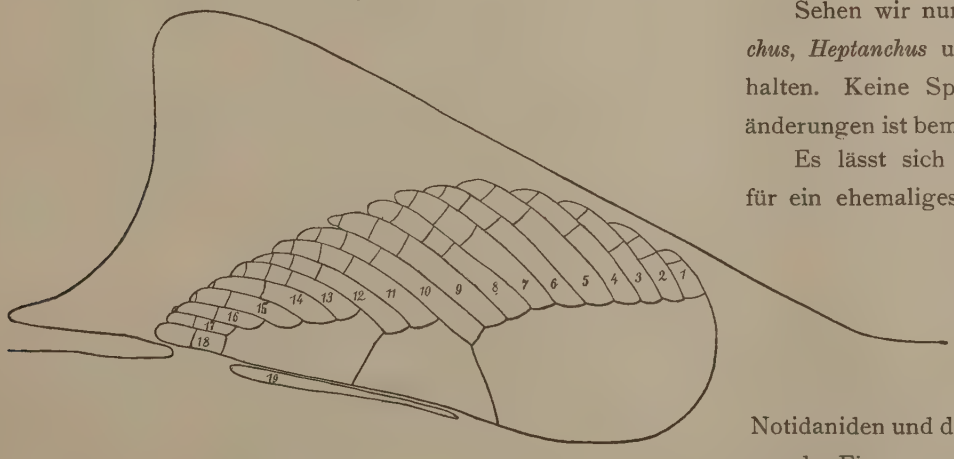


Fig. 12. *Hexanchus griseus.* Dorsalis; auffällige Lage des Radius 19. Die Lage der Chorda wurde nur angedeutet. Vergr. ca. 5:6.

Sehen wir nun, wie sich hierzu *Hexanchus*, *Heptanchus* und *Chlamydoselachus* verhalten. Keine Spur von derartigen Veränderungen ist bemerkbar (Textfigg. 11—13).

Es lässt sich mithin keinerlei Beweis für ein ehemaliges Bestehen von Stacheln erbringen; die thatsächlichen Verhältnisse lehren das Gegentheil.

Wie sich aus den 3 gegebenen Figuren der Notidaniden und des *Chlamydoselachus*, sowie aus der Figur von *Pristiurus* (Textfig. 21) ersehen lässt, beginnt die Reduction der Flosse namentlich oral. Bei *Chlamydoselachus*

ist diese Reduction nicht nur an der Verminderung der Grösse der Radien, sondern in ganz ausgesprochener Weise an der Abnahme ihrer Härte zu erkennen. Ganz successive gehen die ziemlich resistenten Knorpel des caudalen Flossenendes in die ganz weichen Knorpelchen des oralen Theiles über, der sich, was schon GARMAN auffiel, etwa soweit die grösseren Hautzähnchen der dorsalen Mittellinie reichen, noch in einem ziemlich abgegrenzten Streif von Bindegewebe erhält.

Es könnte im Hinblick hierauf behauptet werden, die verschmolzenen Knorpelplatten seien hier bei diesen Formen der Reduction schon zum Opfer gefallen. Abgesehen davon, dass gerade grössere Knorpeltheile, wie es die Platten sind, schwieriger zu eliminiren wären als ein einzelner Radius, lässt der ganze Bau der Flosse nach Gestalt und Zahl der Radien eine solche Annahme als völlig ausgeschlossen erscheinen. Vergleicht man die von THACHER, MIVART, MAYER, HASWELL und mir gegebenen Figuren dorsaler Flossen, so zerfallen diese Flossen in zwei deutlich geschiedene Gruppen: 1) in die stachellosen mit hohen Radienzahlen (Maximum bei *Zygaena* mit 34, s. THACHER, meist mit ca. 20 Radien); 2) in die stacheltragenden mit weniger Radien (*Acanthias* mit 6, *Spinax* mit 4 nach MIVART, *Scymnus* [2. Dorsalis] mit 5). Eine sehr hohe Zahl für einen stachelflossigen Hai bedeutet es schon, dass ich bei *Cestracion* (Textfig. 23b) noch 9 Radien nachweisen konnte.

Fig. 13. *Chlamydoselachus anguineus* (von ca. 110 cm Länge). Dorsalis. Vergr. ca. 1 : 1.

Vergleicht man nun die Zahlen, die ich für Notidaniden und *Chlamydoselachus* erhielt, mit denen in den beiden erwähnten Kategorien angegebenen, so gehören *Heptanchus* mit 22, *Hexanchus* mit 19, *Chlamydoselachus* mit 26 Radien sicher in die erste Kategorie.

Bei dem abgebildeten *Heptanchus cinereus* finde ich 21 Radien, bei einem anderen 22; MIVART giebt nur 19 an; nach HASWELL sind es bei *Heptanchus indicus* ungefähr 17 Radien.

Bei der Dorsalis dieser 3 Squaliden möchte ich noch einen Moment verweilen.

Es wurden von vielen Forschern die Notidaniden und *Chlamydoselachus* in eine Familie gestellt. Auf Grund des Verhaltens des Visceralskelets schloss ich mich (1903) diesen Autoren nicht an und führte *Chlamydoselachus* im Einklang mit seinem ersten Beschreiber GARMAN als Vertreter einer besonderen Familie auf. Die Untersuchung der unpaaren Flosse bestätigt diese Anschauungen. Solange man die Dorsalis von *Hexanchus* nicht mit in den Vergleich ziehen konnte, war aus dem Verhalten dieser Organe kein phylogenetischer Schluss möglich. Jetzt, wo wir (Textfig. 11—13) sehen, dass den Notidaniden 3 grosse Basalplatten zukommen, bei *Chlamydoselachus* dagegen die Radien fast alle noch frei sind, wird dieser möglich.

Die Uebereinstimmung der Dorsales der beiden Notidaniden ist eine sehr enge; sie geht so weit, dass beiden ein Radius *x* (Textfig. 11, 12, 14, 15) in ganz abnormer Lage unter der caudalen Basalplatte

zukommt. Dieser war von MIVART, dem wir meines Wissens die einzige Figur einer Dorsalis von *Heptanchus* verdanken, übersehen worden. Bei keinem anderen Squaliden[1]) finden wir etwas Aehnliches. Dass der Knorpel wirklich ein Strahl ist, könnte bei *Hexanchus* (Textfig. 12) bestritten werden; bei *Heptanchus cinereus* (Textfig. 11) ist aber noch eine Gliederung in zwei Theile nachweisbar, und bei einem anderen Exemplar von *Heptanchus* (Textfig. 14), sowie bei *Hexanchus* (Textfig. 15) findet sich sogar eine Dreitheilung.

Dieser Strahl ist von Interesse für das Verständniss der Form der Flossen; man ersieht an ihm besonders klar, in welcher Weise die bei so vielen Selachiern gebildete hintere Einschnürung (Textfig. 10—13, 20—23) der unpaaren Pinnae auf das Skelet einwirkte. Gehen wir aus von einem Stadium, wo der Zerfall der continuirlichen Pinnae in einzelne gerade eingeleitet ist. Wir finden ein solches in seinen ersten Anfängen bei *Chimaera* (Textfig. 16); etwas weiter gediehen ist der Zerfall z. B. bei *Chlamydoselachus* (Textfig. 17a).

Fig. 15.

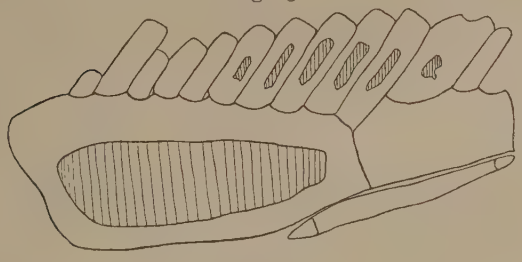


Fig. 14.

Fig. 16.

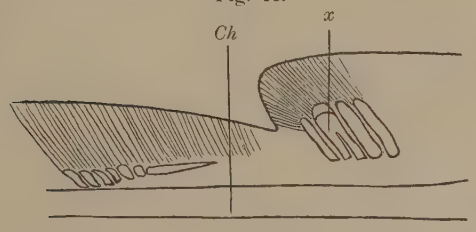


Fig. 17a.

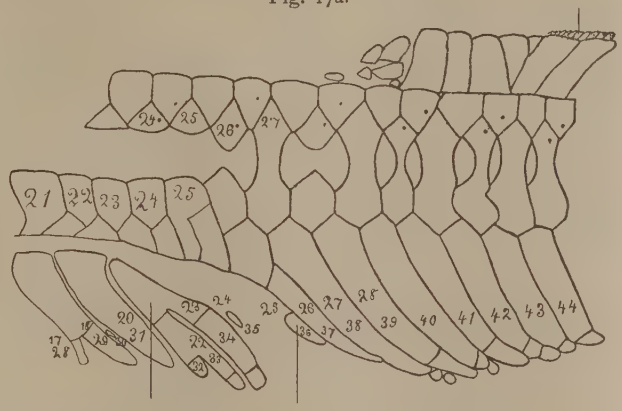


Fig. 17b.

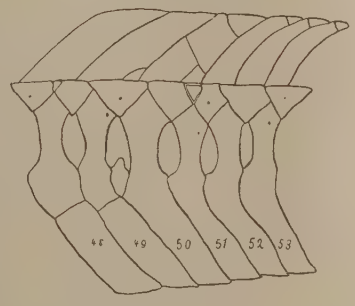


Fig. 14. *Heptanchus cinereus* Hinterer Abschnitt der Dorsalis. Natürl. Grösse.

Fig. 15. *Hexanchus griseus*. Theil der Dorsalis. Die schraffirten Theile sind verkalkt. Vergr. 3 : 4.

Fig. 16. *Chimaera monstrosa* (ca. 70 cm). Ende der Dorsalflosse. *Ch* Chorda, *x* verschmolzene Flossenradien. Natürl. Grösse.

Fig. 17a. *Chlamydoselachus anguineus*. Hinteres Ende der Analis. Beginn der Caudalis. Vergr. ca. 13 : 1.

Fig. 17b. *Chlamidoselachus anguineus*. Theil der Schwanzflosse. Bei der Zählung der Radien ist der erste Radius der Analis als erster genommen. Natürl. Grösse.

2. Ueber die Abstammung der unpaaren Flossen der Haie vom Axenskelet.

Es wird nöthig sein, auf die eben mitgetheilte Fig. 17 von *Chlamydoselachus* näher einzugehen, denn sie erscheint geeignet, einiges Licht auf die Frage nach der Abstammung der unpaaren Flosse der Selachier zu werfen.

Es fällt sofort auf, dass in demjenigen Theil der Wirbelsäule, in welchem das Flossenskelet vom Axenskelet getrennt ist, die oberen und unteren Bogen die Chorda nicht umschliessen. Sobald wir dagegen die Stützelemente der Flosse im Zusammenhang mit dem Axenskelet finden, tritt eine Verschmelzung der oberen und unteren Bogen ein: die Chorda wird von Knorpelspangen umfasst. Recht interessant ist dabei, dass diejenigen Knorpel, welche die Nerven umschliessen, eine geringere Neigung zu Concrescenzen zeigen

1) Bei einem Rochen, *Raja laevis*, bildet THACHER (Taf. LVIII, Fig. 58 u. 59) etwas Aehnliches ab.

(siehe Fig. 17a); es scheint sich hier ganz besonders schön ein Beispiel dafür zu bieten, dass die Differenzirung eines Organs für eine Function, mag sie auch noch so gering sein, dasselbe für eine andere Function weniger tauglich macht. So reagiren die Knorpel, welche keine Nerven umschliessen und nur als Stützorgane dienen, schneller auf die Einwirkungen, welche von der sich vergrössernden Flosse ausgehen, als diejenigen, die als Schützer der Nerven in Anspruch genommen sind.

Man wird nun den Zustand, bei welchem die Chorda von Knorpelspangen umschlossen wird, als minder primitiven betrachten, und es könnte gefolgert werden: 1) Wo wir die Flossenradien getrennt von der Wirbelsäule finden, haben wir primäre Verhältnisse der Wirbelsäule, nicht verschmolzene obere und untere Bogen; 2) wo wir die Radien in Zusammenhang mit der Wirbelsäule finden, haben wir secundäre Verhältnisse der Wirbelsäule, Concrescenz der oberen und unteren Bogen. Also ist auch der Verband der Radien mit der Wirbelsäule als ein secundärer zu betrachten; der Radius 36 wäre dann als einer aufzufassen, der den Anschluss an die Wirbelsäule noch nicht erlangt hat.

Ich hoffe jedoch zu zeigen, dass eine solche Beweisführung, die sich gegen GEGENBAUR's Anschauung richten würde und im Sinne von THACHER's (1877), MAYER's (1885) und vieler Anderer Ausführungen gelegen wäre, nicht zulässig ist. Auffällig ist schon bei dieser Erklärung, dass in caudaleren Theilen der Schwanzflosse, wo doch die Radien ohne Gelenkung continuirlich in die unteren Bogen übergehen, eine Verwachsung der oberen und unteren Bogen fehlt, mithin primären Verhältnissen der Wirbelsäule secundäre der Flosse entsprechen sollten. Immerhin könnte dies wegen der geringeren Mächtigkeit der Flosse möglich erscheinen.

Wenn man sieht, welche Argumente die Gegner von GEGENBAUR's Ansicht gegen diese vorgebracht haben, so findet man immer wieder einen Hinweis auf die Discrepanz zwischen der Zahl der Radien und der Zahl der unter ihnen liegenden Wirbel.

Die Studien jener Forscher beschränkten sich, wie ich im weiteren Verlauf meiner Arbeit zeigen werde, meist auf Selachier, deren Flossen nicht als primitive zu beurtheilen sind.

Wie in vielem anderen (vergl. auch meine Arbeit 1903), ist, wie die Folge ergeben wird, *Chlamydoselachus*, was die unpaaren Flossen anbetrifft, sehr primitiv. An ihm sei daher geprüft, wie es mit diesen Discrepanzen bestellt ist. Wenn man (Textfig. 13) einen der Radien der Analis verlängert, so trifft man auf einen der unteren Bogenknorpel, der oral zu dem proximalen Ende des Radius liegt. Um genau festzustellen, zu welchem der oralen Hämalbögen ein Radius gehört, muss man die Nerven und Muskeln benutzen. In dem speciellen Fall (Textfig. 13) wählte ich den 12. Radius der Analis und gab ihm die Zahl 1.

Der zur Muskulatur von Radius 1 (12) ziehende Nerv tritt aus einem Neuralbogen, den ich mit 1 bezeichnete, aus (siehe Textfig. 13); der diesem entsprechende Hämalbogen erhielt ebenso die Zahl 1. Man zähle nun die Anzahl der Halbwirbel von Halbwirbel 1 bis zu demjenigen, bei welchem Neural- und Hämalbögen verschmelzen (Textfig. 13 und 17a), man findet 27. Nun zähle man von Radius 1 (12) bis zu dem Radius, der diesem Wirbel 27 ansitzt, und man findet 26. Es besteht also bei diesem primitiven Selachier in der Analis eine vollkommene Concordanz[1]) zwischen der Zahl der Halbwirbel und der Zahl der Radien. Eine gleiche Concordanz besteht aber auch zwischen der Zahl der Radien der Dorsalis und der Zahl der Halbwirbel, die keine ansitzenden Radien tragen. Da bei der Dorsalis die Neigung der Radien von der Mitte der Flosse aus caudal und oral verschieden ist, so darf man ziemlich bestimmt annehmen, dass im vorderen Theil der Flosse zu einem Radius der senkrecht unter

1) Dass sich ein Radius weniger findet (an Stelle des Verhältnisses 27 : 27 nur 26 : 27), ist leicht verständlich, wenn man auf der Textfig. 17a sieht, wie rudimentär Radius 30, 35 und 36 sind; sehr gut konnte einer ganz verschwinden. Auch Dysmetamerie der Muskelbündel (BRAUS, 1904, p. 183) kann eventuell solche Abweichungen erklären.

ihm liegende „Halbwirbel“ gehört; so entspricht (Textfig. 13) „Halbwirbel“ 1 oder 2 dem Radius 1. In der Dorsalis zähle ich 26—27 [1]) Radien. Zählen wir nun die „Halbwirbel“ bis zu demjenigen, der wieder einen ansitzenden Radius trägt, so finden wir 26—27. Diese genaue Uebereinstimmung ist überraschend, denn man hätte vermuthen können, dass der eine oder andere Radius ganz rudimentär geworden und verschwunden wäre, wie ja der über „Halbwirbel“ 28 schon sehr klein ist, und dass so eine scheinbare Discrepanz zwischen den Zahlen eingetreten wäre. Doch dies ist nicht der Fall. Immerhin wäre es ja möglich, dass der vorderste Radius vielleicht einem Neuralbogen zugetheilt wurde, gegen den er um einen „Halbwirbel“ verschoben war, so dass die Uebereinstimmung dann nicht mehr so minutiös genau 27 : 27, sondern vielleicht 27 : 28 wäre. Ich möchte gleich bemerken, dass ich den Concordanzen der ventralen Flossen den entscheidenden Werth beilege. Dass im hinteren Theil der Dorsalis (etwa Radius 13—27) die Radien nicht mehr über den zu ihnen gehörigen Wirbeln liegen, erklärt sich daraus, dass hier durch die Bildung der hinteren Einschnürung und durch Concrescenzen der Radien eine starke Concentration der Flossenbasis eingetreten ist.

So dürfte durch diese Beobachtungen den Anschauungen jener Forscher, die in der Discrepanz zwischen den Zahlen der Radien und der unterliegenden Wirbel einen Beweis für die getrennte Anlage des Flossenskeletes vom Axenskelet sahen, der Boden entzogen sein. Bei *Chlamydoselachus*, wo sich die ursprüngliche Concordanz noch nachweisen liess, sehen wir den Weg, Concentration der Flossenbasis, durch welche die Discordanz hervorgebracht wird, schon eingeschlagen. Durch eine Andauer dieser Concentration kommen dann Flossen zu Stande, bei denen (siehe *Cestracion* Textfig. 23a und b) 14 Radien auf 4 Wirbel kommen. Wer solche Flossenformen für primitiv hält, der kann allerdings, zumal ohne Berücksichtigung der Innervation, die Behauptung Gegenbaur's nicht verstehen.

Man könnte nun sagen, die Concordanz, wenn sie sich findet, sei eine secundäre Anpassungserscheinung. Etwa so, wie (siehe p. 50) in Correlation zum unterliegenden Knorpelskelet aus vielen kleinen wenige grössere Placoidorgane sich differenzirten, hätten sich aus einer hohen Zahl von Radien nur wenige, die der Zahl der Neuralbogen entsprachen, erhalten. Ich würde diesen Einwand zugeben, wenn an den Neuralbogen prominente Neurapophysen, wie etwa bei den Pleuracánthiden, vorhanden wären; diese hätten auslesend auf die Radien wirken können. Die einheitliche cylindrische Masse der Squalidenwirbelsäule kann das nicht.

Bisher konnte ich die Gegenbaur'sche Hypothese nur insofern unterstützen, als ich den Angriffen Thacher's, Mivart's, Balfour's, Parker's, Mayer's u. A. gegenüber darauf hinwies, dass sich eine Concordanz der Flossenradien und „Halbwirbel“ findet. Diese ist eine nothwendige Vorbedingung für Gegenbaur's Hypothese; sie genügt jedoch noch nicht, um ihre Richtigkeit zu beweisen. Denn es könnte behauptet werden, dass dieselbe Ursache, die Gliederung des Körpers in Myomeren, welche eine bestimmte Anzahl von Wirbelanlagen hervorbrachte, nothwendig auch die Anlage einer gleichen Zahl von Radien herbeiführen musste.

Ich hoffe jedoch, dass die folgenden Beobachtungen wenigstens für die Analis den Beweis erbringen werden, dass diese Anlage der Radien mit dem Axenskelet im primitiven Verband stand.

Wie die Textfig. 17b zeigt, ist der 50. ventrale Radius (die Analis mitgerechnet), welcher der Caudalis angehört, mit dem Hämalbogen im Zusammenhang wie alle folgenden. Dass dieser Zusammenhang ein primitiver sei, wird wohl nur von Thacher und Mayer bestritten. Verfolgen wir die Flossenradien nach vorne, so finden wir, dass neben der bei Radius 49 aufgetretenen Abgliederung vom Hämalbogen

1) Höchstwahrscheinlich sind es 27 Radien, da zwischen Radius 14 und 15 der Textfigur ein Radius vorhanden zu sein scheint; es wurde bei der Textfigurenbezeichnung aber der ungünstigere Fall, dass es nur 26 seien, angenommen.

bei dem Radius 37 (Textfig. 17a) noch eine zweite Gliederung, die des Radius selber, aufgetreten ist. Der Radius 36 ist nicht im Zusammenhang mit dem Axenskelet. Sehen wir nun die Hämalbogen vor Hämalbogen 26 an (vergl. auch Textfig. 13), so zeigt sich, dass 18—25, ebenso wie 26, noch einen kurzen Knorpel tragen. Bis Hämalbogen 26 ist dieser Knorpel ein basaler Theil des Radius, und seine Abgliederung vom Hämalbogen wird nur dadurch verständlich, dass er als ein Theil des den äusseren Agentien eine ausgedehnte Angriffsfläche (einen langen Hebel) darbietenden Radius sich abgliederte. Die kurzen Knorpel von Hämalbogen 18—25 können in ihrer jetzigen Gestalt unmöglich abgegliedert sein; wir werden vielmehr zu dem Schluss gezwungen[1]), dass sie sich auch abgliederten als Theile von Radien. Diese Radien aber trennten sich an der bei Radius 26 vorhandenen Gliederung und blieben in der Analis erhalten. Schon das Auftreten der Gliederung bei Radius 26 war ein Anzeichen, dass eine grössere Unabhängigkeit vom Axenskelet nöthig war; eine solche Unabhängigkeit wurde weiter vorne durch vollständige Trennung erreicht. Noch im hinteren Theile der Analis ist die räumliche Trennung (siehe Textfig. 17a) eine unbedeutende; weiter vorn (Textfig. 13) erreicht sie successive höhere Grade.

So lässt sich, wie mir scheint, an einer primitiven Form, wie bei *Chlamydoselachus*, der thatsächliche Beweis für GEGENBAUR's viel bestrittene, von BRAUS aber angenommene Ansicht von der Abstammung der unpaaren Flossen vom Axenskelet erbringen[2]). Auch an anderen Formen, z. B. sehr klar bei *Pristiurus*, weniger überzeugend bei *Hexanchus*, finden sich Verhältnisse, die dasselbe beweisen. Es würde zu weit führen, dies hier zu erörtern; ich zweifle aber nicht daran, dass genaue Untersuchung auch bei anderen Formen das Gleiche lehren wird.

Die Concordanz der Radien und „Halbwirbel" resp. (vordere Dorsalis) das Verhältnis 2 : 1 der Radien zu den Wirbeln stellte ich z. B. noch bei *Odontaspie americana* fest.

Sogar bei Squaliden mit stark umgewandeltem Flossenskelet halte ich es für möglich, dass genaue Untersuchung der in die Flosse tretenden Nerven eine Concordanz der Radien mit den „Halbwirbeln" resp. (vordere Dorsalis mancher Formen) Radien zu Wirbel wie 2 : 1 ergeben wird. Manche der Figuren MAYER's auf Taf. XIX scheinen mir keineswegs hiergegen zu sprechen.

Wie Textfig. 17a und 17b zeigen, besteht keine genaue Concordanz zwischen den dorsalen Radien der Caudalis und den axialen Elementen. Nehme ich die 20 ersten Radien dieser Caudalis, so finde ich, dass ihr nur 17 „Halbwirbel" entsprechen. Ich glaube, dass diese Discordanz sehr leicht als eine secundäre zu erklären ist, denn die rudimentären Radien *rn* auf Texfig. 17a und 17b, die theilweise gar nicht mehr bis zur Wirbelsäule reichen, sind mitgezählt. Es ist aber klar, dass, wenn ein Radius rudimentär wird, andere an seine Stelle treten; so rücken die Radien zusammen, und das Verhältniss der „Halbwirbel" zu den Radien bleibt nicht 17 : 17, sondern wird 17 : 20. In caudaleren Theilen der Schwanzflosse, wo Verschmelzungen der „Halbwirbel" vorkommen, weicht das Verhältniss natürlich noch etwas mehr von 1 : 1 ab.

Ist demnach auch für die dorsale Caudalis und Dorsalis eine primäre Concordanz nicht unwahrscheinlich, so lässt sich allerdings auch bei *Chlamydoselachus* keinerlei directer Beweis für eine ehemalige Continuität[3])

---

1) Eine sehr gekünstelte Erklärung könnte lauten, diese kleinen, unten an Hämalbogen 18—25 sitzenden Knorpel seien Rudimente von Radien der Caudalis, die zu Grunde gingen, als eine Einwanderung der Analis von vorne eintrat. Wie ich oben an den Nervenverhältnissen erläuterte, ist eine solche Wanderung aber nicht vorhanden. Durch die Concentration der Flosse kommen zwar geringe Discordanzen zu Stande (siehe Textfig. 17a), aber nicht nur derart, dass die Radien immer caudal gegen ihren Hämalbogen verschoben wären; vielmehr kommen auch Verschiebungen nach vorne vor. So entspricht die Basis von Radius 23 Hämalbogen 22. Auch die höchst interessanten rudimentären Radien 24 (35) und 25 (36) sprechen gegen eine derartige Erklärung. Auch gegen eine Deutung als untere Intercalarstücke spricht die eigenthümliche Localisation und Art der Ausbildung entschieden.

2) Es werden daher die Vertreter der Seitenfaltentheorie, wenn sie eine Parallele zwischen den Radien der continuirlichen unpaaren Flosse und denen der supponirten Seitenfalte ziehen, sich zum mindesten auf die ventralen unpaaren Flossen nicht mehr beziehen können, denn diese stammen vom Axenskelet ab, während für die Radien der Seitenfalte eine freie Entstehung angenommen wird.

3) Es liegt mir natürlich fern, eine primäre Discontinuität der dorsalen Flossen mit dem Axenskelet a priori von der Hand zu weisen, es könnte ja in der auf p. 45 angedeuteten Weise primäre Concordanz recht gut neben primärer Discontinuität bestehen.

mit dem Axenskelet erbringen. Dass ein solcher bisher nicht zu erlangen war, darf uns nicht entmuthigen, war doch auch für die Analis bisher der Nachweis nur bei *Chlamydoselachus*, *Hexanchus*? und *Pristiurus* zu führen, ein einmaliger Nachweis einer primären Continuität im Gebiete der dorsalen Caudalis würde die hundert negativen Befunde entkräften. Es ist sogar nicht ganz ausgeschlossen, dass die Fig. 3, Taf. XVI von MAYER bei *Scyllium canicula* (Embryo)[1]) schon einen Fall von primärer Continuität der dorsalen Caudalis mit dem Axenskelet bedeutet (vergl. auch BRAUS, 1904, p. 189).

Hier möchte ich nur noch erwähnen, dass bei den Holocephalen (*Chimaera*), von deren continuirlicher Flosse bei der Gültigkeit von GEGENBAUR's Erklärung eine Concordanz der Radienzahlen und der Bogenknorpel zu verlangen ist, eine solche auch besteht[2]) (siehe z. B. Textfig. 9a). Hier kommen 20 Radien auf 17 Knorpel; diese geringe Discordanz beruht darauf, dass hier in dem vorderen Theil der Flosse die Radien etwas gedrängter stehen. Weiter hinten existirt genauere Concordanz. Leider liess sich nicht für alle 112 Radien, die ich bis zum caudalen Einschnitt der Dorsalis zählte, die Zahl der zugehörigen Wirbelknorpel ermitteln, da in caudaleren Theilen diese nicht mehr deutlich erkennbar sind. Dass der vom Axenskelet weit entfernten Lage der Flossenradien keine entscheidende Bedeutung beizulegen ist, lehrt ihr Zusammenhang mit diesem in caudalen Theilen (siehe Textfig. 16).

3. Die Gestalt der Einzelpinnae der Squaliden. Versuch einer Erklärung des Zerfalls der continuirlichen Flosse in Einzelpinnae.

Kehren wir nach dieser Ausführung wieder zu dem auf p. 43 verlassenen Thema zurück.

Wir sahen, dass bei *Chlamydoselachus* wie bei *Chimaera* am Vorderende des caudal vom Einschnitt gelegenen Pinnatheiles die Rückbildungserscheinungen der Radien, die wir von den Einzelpinnae so wohl kennen, aufgetreten sind. Am hinteren Ende des vor dem Einschnitte gelegenen Theiles finden wir schon die Concrescenzen, welche gerade am Hinterende der Selachierflossen namentlich durch die Arbeit THACHER's in so grosser Mannigfaltigkeit aufgedeckt wurden. Hier bei *Chimaera* ist dieser Einschnitt noch ein sehr geringer, da die Bedingungen (vergl. weiter unten) für die Ausbildung einer stark prominenten Flosse noch nicht gegeben sind; dagegen ist bei der freien Beweglichkeit der einzelnen Radien eine undulirende Bewegung leicht möglich.

Anders wird das bei der Mehrzahl der Squaliden. Hier stehen die Radien dicht gedrängt hinter einander, sind oft tief in die Rumpfmuskulatur eingebettet oder gar mit dem Axenskelet verbunden (siehe die Textfiguren), und schon die Kürze der Einzelpinnae lässt keine ausgiebige undulirende Bewegung zu. Eine solche Einzelpinna vereinigt nun die Eigenschaften eines Kieles (mit dem festen Vordertheile) und eines Steuers; die letztere Function wird ermöglicht durch die Bildung der mehrfach erwähnten hinteren Einschnürung. In gewissem Maasse mag ihr auch eine locomotorische Function zukommen (vergl. hierzu z. B. STRASSER's Beobachtungen am Hecht, 1882, p. 119).

Durch eine solche Einschnürung wird nun, wenn ich mich so ausdrücken darf, ein schräger (tangentialer) Zug nach hinten ausgeübt. Hornstrahlen, Knorpelradien und Muskulatur rotiren aus ihrer mehr oder weniger perpendiculären Richtung in eine mit ihrem distalen Ende nach hinten geneigte Lage, ja — wie die Figuren von *Heptanchus* und *Hexanchus* p. 41 zeigen — es erreicht der Strahl *x* sogar eine nahezu horizontale Lage. Dass Concrescenzen der Radien von hohem Nutzen für die Functionirung dieses Steuers

1) Im Allgemeinen scheint nach den bisherigen Erfahrungen wenig Hoffnung zu bestehen, auf dem Wege der Ontogenie — wegen der hier mitspielenden Cänogenien — eine solche Continuität nachzuweisen.

2) Es erscheint mir vollkommen berechtigt, hier Neuralia und Intercalaria für die Zählung zu verwerthen, denn beide dürften ursprünglich gleichwerthig sein. Die streng geregelte Anordnung kommt ja wohl erst secundär zu Stande.

sein mussten, ist leicht verständlich. Wie aus der Textfig. 12 ersichtlich ist, liegt der Strahl *x* ventral von dem Einschnitt; dadurch ist er für die Stützung des freien Endes der Flosse wenig nützlich [1]) geworden, und es ist zu begreifen, warum er sich an der Concrescenz der hintersten Radien, die noch in den freien Theil der Flosse reichen, nicht betheiligt. So kommt eine Art Biserialität zu Stande.

Ueber die Gründe des Zerfalls der continuirlichen Flosse in Einzelpinnae sind manche Ansichten geäussert worden (vergl. RYDER, 1885, DEAN, 1895, und H. BRAUS, 1904). Den Ansichten der beiden letztgenannten Forscher stimme ich in Vielem vollkommen bei. Nur scheint mir das Auftreten festerer Stützelemente (Knorpelstützen) nicht nothwendig einen Zerfall in einzelne Pinnae zu bedingen. Die Pleuracanthiden und *Chimaera* mit ihrer continuirlichen, von Knorpelstäben gestützten Flosse sprechen dagegen.

Gerade aber die Verhältnisse der Holocephalen scheinen mir den Schlüssel für die Erklärung des Zerfalls, wenigstens bei Selachiern und Holocephalen, zu liefern. Vergleicht man *Callorhynchus* und *Chimaera*, so findet man in allen Organen eine sehr enge Uebereinstimmung. Um so mehr muss es auffallen, dass an Stelle der continuirlichen undifferenzirten Flosse der *Chimaera* bei *Callorhynchus* eine nicht continuirliche, in einzelne stark prominente Pinnae zerfallene zu beobachten ist. Die Ausbildung des Schwanzes ist nun auch bei diesen beiden Formen eine durchaus verschiedenartige. Bei *Callorhynchus* finden wir eine ganz ausgesprochene Heterocerkie; bei *Chimaera* dagegen keine Spur davon, vielmehr, wenn wir von dem langen Schwanzfaden absehen, einen diphycerken Charakter. Obwohl bei *Chimaera* gewiss auch manche Rückbildungserscheinungen und Specialisationen zu beobachten sind, dürfte sie doch, wie namentlich M. FÜRBRINGER 1897 ausführte, weniger specialisirt sein als *Callorhynchus*, und namentlich in der continuirlichen Flosse sehe ich ein unzweideutig primitives Moment. Da wir nun mit Continuität der Flosse oft primäre Diphycerkie Hand in Hand gehen sehen (Dipnoer, Pleuracanthiden), so halte ich auch die Diphycerkie von *Chimaera* für eine primäre. Sollte diese Diphycerkie, wie wenig wahrscheinlich das auch ist, doch (ähnlich wie bei manchen Ganoiden) bei *Chimaera* eine secundäre sein, so haben wir sie jedenfalls in Verbindung mit einer continuirlichen Flosse.

Es ist nun (vergl. namentlich STRASSER, 1882) bekannt, dass bei Fischen mit continuirlicher diphycerker Flosse die Bewegung eine undulirende ist; je länger die Flosse, desto besser. Anders wird es bei Formen, bei denen der Schwanz den Hauptantheil der Locomotion übernimmt und, zuerst bei den Selachiern und Chondrostei, die Bildung der Heterocerkie beginnt (vergleiche auch die allgemeinen Andeutungen, die STRASSER p. 104, 105 u. 111 giebt). Hier wird die undulirende Bewegung überflüssig; dagegen werden für die Dirigirung des Körpers stärker prominente verstellbare Flossen nothwendig, welche, um kein Hemmniss für die Locomotion zu sein, nicht continuirlich bleiben.

So halte ich den Zerfall der continuirlichen Flosse der Selachier und Holocephalen in einzelne Pinnae für bedingt durch die Erwerbung eines verbreiterten Schwanzes. Dass aber der Schwanz sich zu einem Locomotionsorgan höherer Ordnung erhob, ist aus seiner Lage leicht verständlich.

Wie der orale Theil des Körpers seiner terminalen Lage zufolge die weitgehendste Differentiation zu dem Gebilde, das wir Kopf nennen, eingeht, ebenso ist der distale Theil des Körpers gegenüber dem Rumpf, was die Locomotion anbetrifft, bevorrechtet, an ihm erfährt zuerst die gleichmässige continuirliche diphycerke Flosse Umwandlungen, die zur Heterocerkie führen.

Ob diese Erklärung des Zerfalls der continuirlichen Flosse auch für die Knochenganoiden und Teleostier gilt, sei dahingestellt. Gerade im Gebiete der unpaaren Flosse scheint die Erreichung eines gleichen Endpunktes auf verschiedenen Wegen ein verbreiteter Vorgang zu sein.

1) Bei *Raja* (THACHER, Taf. LVIII, Fig. 59) wird ein Strahl, der offenbar die gleiche Lage hat, sogar ganz rudimentär und zerfällt in mehrere Stücke.

Für die Selachier jedoch scheint mir, soweit meine Untersuchungen reichen, eine gesetzmässige Beziehung zwischen der Heterocerkie und der Bildung von Einzelpinnae zu bestehen [1]).

Es würde zu weit führen, das an der Hand der einzelnen Familien nachzuweisen; im Allgemeinen lässt sich aber sagen, dass einer kurzen, aber breiten Schwanzflosse die am stärksten prominenten unpaaren Flossen entsprechen. Sehr viele andere Verhältnisse sind noch zu berücksichtigen; ich hoffe, hierauf noch an anderer Stelle zurückkommen zu können. Nur ein Beispiel sei hier herausgegriffen. Den geringsten Grad von Heterocerkie unter den mir bekannten lebenden Squaliden, ja sogar eine ausgesprochene Diphycerkie des Skelets finde ich bei *Chlamydoselachus*; bei ihm müssten nach meiner Anschauung darum die Flossen eine möglichst geringe Prominenz bei doch bedeutender Länge darbieten. Wie man aus GARMAN's Plate I ersehen kann, zeigen in der That die Flossen sehr geringe Prominenz. Namentlich die stützenden Elemente (vgl. meine Textfig. 13) sind äusserst kurz, und Concrescenzen sind erst in sehr geringem Maasse aufgetreten. Auch die Zahl der Radien ist, obwohl doch bei der Kleinheit der Radien ein Rudimentärwerden besonders leicht war und obwohl die schon starke Verminderung der Consistenz des Knorpels in der vorderen Hälfte der Flosse auf eine grosse Tendenz zum Rudimentärwerden schliessen lässt, noch eine sehr hohe; ich finde an der Dorsalis 26, GARMAN nur 22. Die Analis hat nach GARMAN's Figur die sehr hohe Zahl von 33 Radien; ich finde sogar 35. Vergleicht man diese Zahlen mit den bei anderen Haien beobachteten — THACHER findet als Maximum der Analis 27 bei *Sphyrna*. MAYER's Maximum, wenn man von *Pristiurus melanostomus* absieht, beträgt 28—30 Radien bei *Scyllum stellare* —, so sagen sie genug. Die relativ hohen Zahlen bei *Zygaena* kommen überdies nur dadurch zu Stande, dass bei ihr die Radien der Flosse eine ganz aussergewöhnliche Länge haben und dadurch der vollständigen Rückbildung einen viel stärkeren Widerstand entgegensetzen als die kürzeren des *Chlamydoselachus*. Dieser besass, wie es der oben erwähnte Bindegewebszug beweist, in nicht allzu ferner Zeit eine noch bedeutend längere Flosse.

Ueberdies besteht, wie ich p. 44—46 eingehend ausführte, sogar, was die Skeletelemente der Flossen anbetrifft, eine continuirliche Erhaltung derselben. Die Analis von *Hexanchus* und *Heptanchus* ist weit weniger primitiv. Zunächst finde ich für beide nur je 20 Radien, und dann ist es auch in Anpassung an die Steuerfunction zur Bildung der grossen Platten, die wir schon bei der Dorsalis kennen lernten, gekommen [2]). Nur von einem der mir bekannten Squaliden wird die Analis des *Chlamydoselachus* an Zahl der Radien übertroffen: bei *Pristiurus melanostomus* finde ich 43 Radien (MAYER 42). In ausgezeichneter Weise aber lässt sich sehen, wie hier der grossen Länge der Analis eine geringe Prominenz der Flossen bei dem Fehlen von Concrescenzen der Radien und eine sehr schwach entwickelte Heterocerkie entspricht. Gerade die Analis dieses Squaliden ebenso wie die des *Chlamydoselachus* scheint mir auch einen Schlüssel zum Verständniss der „Halbwirbel" der Selachier zu bieten. Ich hoffe hierauf an anderer Stelle einzugehen.

4. Ueber die Entstehung der Stachelflossen.

Nach den oben p. 40—42 gegebenen Ausführungen wird, wie ich hoffe, wohl Niemand mehr bezweifeln, dass, im Gegensatz zu der von REIS vertretenen Ansicht, die Stachelflossen stark differenzirte Gebilde sind. Ich möchte jetzt nur in Kürze zu schildern versuchen, wie eine solche Stachelflosse aus einer primitiveren entstand.

In Textfig. 18 ist ein Theil der Dorsalis einer über 25 cm langen *Rhina squatina* wiedergegeben.

---

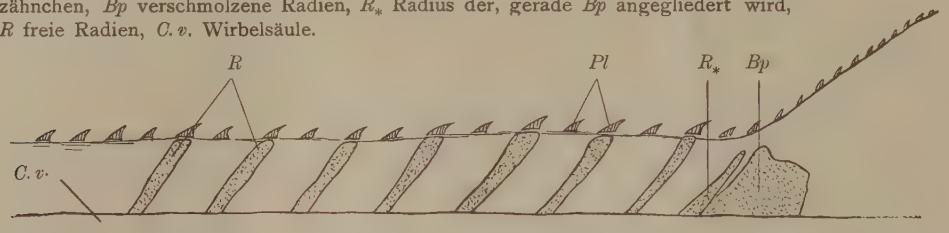
1) Die Batoiden wurden vorläufig nicht berücksichtigt, da ihre extrem differenzirte Organisation wenig Erfolg auf Gewinnung sicherer Resultate verhiess.

2) Die hier gegebene Erklärung des Zerfalls der continuirlichen Flosse in Einzelpinnae gilt natürlich nicht für den Flossenanhang des Stachels der Holocephalen, für dessen Trennung von der continuirlichen ist, wie aus meinen Ausführungen p. 38 zu ersehen ist, die Ausbildung des Stachels verantwortlich zu machen.

Vor der grösseren Basalplatte finden sich die schon von MIVART und MAYER beschriebenen Knorpelstäbe, die der Basalplatte serial homolog sind. Bei meinem Exemplar (Textfig. 18) ist einer der Stäbe erst theilweise der Platte angegliedert; ich finde einen Knorpel mehr als MIVART.

Schon DUMÉRIL (1865, p. 465) erwähnt auf der dorsalen Mittellinie sehr junger Rhinae „une rangée de tubercules fort petits et extrêmement rapprochés les uns des autres qui par cette double particularité diffèrent complètement des tubercules volumineux, à pointe aigue espacés et beaucoup moins nombreux que porte la même région chez la *Squatina aculeata*, où ils persistent pendant toute la durée de la vie" etc. Betrachten wir nun diese kleinen Hautzähnchen auf meiner Textfig. 18 genauer, so ergiebt sich die That-

Fig. 18. *Rhina squatina* von 25 cm Länge. Vergr. beinahe 3-fach. *Pl* Placoidzähnchen, *Bp* verschmolzene Radien, R_* Radius der, gerade *Bp* angegliedert wird, *R* freie Radien, *C. v.* Wirbelsäule.



sache, dass ein Alterniren von etwas grösseren mit wenig kleineren stattfindet. Suchen wir nach dem Grund für dieses eigenartige Verhalten, so finden wir ihn darin, dass den etwas grösseren Placoidorganen die erwähnten Knorpelstäbe unterliegen; durch sie gestützt, konnten sich die Hautzähnchen hier etwas höher entwickeln. Die Basis des Placoidorganes liegt den Knorpelstäbchen direct auf; weiter ist der Anschluss noch nicht gediehen. Dem entsprechen die so geringen Unterschiede in der Grösse der Zähnchen, immerhin sind diese doch so bemerkbar, dass ich am unverletzten Thier mit Sicherheit aus der Anordnung der Zähnchen auf die Lage der unterliegenden Knorpel schliessen konnte.

Sehr instructiv ist nun die Correlation dieser Knorpelstäbchen und Zähnchen beim Vergleich des jungen Thieres mit dem erwachsenen zu beobachten.

Die Knorpelstäbe wie die ganz unpaare Flosse von *Squatina* befinden sich auf dem Wege der Rückbildung [1]). Beim jungen Thier von ca. 25 cm noch bis direct zum Integument reichend (Textfig. 18 u. 19 Schema I), finden wir sie beim erwachsenen von ca. 80 cm (Textfig. 19, Schema II) von diesem durch eine dickere Lage von Bindegewebe getrennt. Nun sind nicht mehr die über den Radien liegenden Zähnchen die besonders bevorrechteten [2]), vielmehr findet durch die dicke Lage Bindegewebes eine gleichmässige Vertheilung des stützenden Widerstandes statt, wie man das leicht bei dem Vergleich der beiden Schemata ersehen kann. Ausnahmsweise nähert sich auch noch ein Stäbchen dem Integument bedeutend, und dann finden wir hier noch ein grösseres Zähnchen. Im Allgemeinen bleiben natürlich auch bei dem alten Thier die vor der Dorsalis in der Mediane liegenden Zähnchen bevorrechtet gegenüber den lateralen Theilen, wo den mangelnden Stützen ein gleichmässig dichtes kleinkörniges Chagrin entspricht. Auch weiter oral in der Medianlinie, in einer Gegend, in welcher keine Stäbchen mehr angetroffen werden, finden sich in regelmässigen Abständen grössere Zähnchen; sie liegen genau dem Medianseptum der dorsalen Rumpfmuskulatur

Fig. 19. I Schema des Verhaltens der Placoidzähnchen zu den Flossenradien bei einer jungen *Rhina squatina*, II bei einer alten.

1) Bei MIVART's Exemplar (Taf. LXXVII, Fig. 5) ist ein Stäbchen schon zu einem sehr kleinen Körperchen reducirt.

2) Dass wir die besonders grossen Zähnchen des jungen Thieres beim alten nicht mehr finden, erklärt sich wohl durch einen Ersatz abhanden gekommener Schuppen. Grössere mussten dabei aus den oben erwähnten Gründen durch kleinere Ersatz finden.

auf und scheinen da localisirt zu sein, wo ein Querseptum an das Medianseptum tritt. Es ist klar, dass an solchen Stellen eine bessere Stützung als über der Muskulatur gewährleistet ist.

Weitere Untersuchungen an einem grösseren Material sind über die Beziehungen zu den Septen noch zu machen; ich nahm solche nur an einem Exemplar vor. Ueberhaupt wären eingehende Untersuchungen über die Bedingungen der Localisationen der Hautzähnchen sehr erwünscht.

Auf Textfig. 17a, p. 43 ist auch sehr gut eine solche Correlation zwischen Knorpel und Hautskelet zu sehen. Wir finden über den in genau dorsoventraler Richtung verlaufenden dorsalen Radien der Caudalis ein relativ gleichmässiges, dichtes Chagrin, dagegen über den nach hinten gerichteten Radien grössere, in derselben Richtung geneigte Zähnchen. Es ist aus der Figur leicht ersichtlich, dass nur durch diese nach hinten geneigten Radien den Zähnchen ein sicheres Widerlager geboten wird. Immerhin liegt hier der Fall nicht ganz so klar, wie vorhin bei *Squatina*. Man müsste erwarten, dass in noch caudaleren Theilen der Schwanzflosse, wo die Radien vom Integument etwas entfernt liegen, diese grossen Zähnchen, da sie ja über den verticalen Radien fehlten, nach der eben gegebenen Erklärung nicht vorhanden seien. Dies ist aber nicht der Fall. Zwar verlieren sie beim Eintritt der Trennung von den Radien etwas an Grösse, sind aber doch noch recht ansehnlich (Garman, Plate I). Eine andere Erklärung für das Fehlen grösserer Zähnchen, nicht nur über dem Rumpftheil hinter der Dorsalis, dem die Radien entzogen sind, sondern auch über den ersten Radien der Caudalis besteht vielleicht darin, dass der caudale Theil der Dorsalis etwa bis iu diese Gegend überragt.

Denken wir uns den Process des Anschlusses der Placoidorgane an das Knorpelskelet, den wir bei *Rhina squatina* in seinen ersten Anfängen und zugleich vergänglich finden, fortgesetzt, so kämen wir zunächst zu einem Stadium, bei dem die an den Knorpel angeschlossenen Zähnchen noch grösser, die zwischenliegenden dagegen kleiner werden und schliesslich auf ähnliche Weise, wie ich das 1903 (p. 419—425, Taf. XVIII) für die Hyoidradien darlegte, von ihren mächtigen Nachbarn zum Verschwinden gebracht werden.

Findet sich ein solches Stadium bei irgend einem Thier erhalten? Nun, man erinnere sich an die oben (p. 50) aus Duméril über *Rhina aculeata* citirte Stelle, und man wird finden, dass mit dieser Beschreibung das zu postulirende nach Grösse und Anordnung (weitere Abstände) genau übereinstimmt. Leider konnte ich keine junge *Rhina aculeata* untersuchen, um zu sehen, ob auch das Verhalten des Knorpelskelets dem Verlangten entspricht. Sollten beim jungen Thier, wie ich vermuthe, diese Beziehungen bestehen, beim Erwachsenen aber nicht mehr, so würde die Erhaltung der grossen Stacheln während des ganzen Lebens entweder darauf zurückzuführen sein, dass diese besser fixirt waren — der Flossenstachel der Spinaciden und Cestraciontiden wird ja, soweit wir wissen, auch nicht gewechselt — oder aber die Stacheln, die bei *Rhina squatina* noch so wenig imponirten, waren nun schon zu einem so wichtigen Schutzmittel geworden, dass sie im Kampfe ums Dasein dauernde Existenx erlangten und sich bei Verlust wieder ersetzten.

Wir fanden hier bei *Rhina* eine grössere Anzahl von Flossenstützen mit Placoidorganen in Verbindung treten. Geringe Unterschiede in den Grössen dieser Stützen können schon ein Ueberwiegen der oder jener Placoidorgane im Gefolge haben. Ist ein solches Ueberwiegen eines oder einiger Stacheln einmal eingeleitet, dann ist es nicht mehr weit bis zu deren vollkommenem Dominiren und der Rückbildung der anderen. So finden wir bei den Spinaciden, Cestraciontiden und bei *Hybodus* nur 2 dorsale Stacheln. Dies hängt natürlich damit zusammen, dass eine Trennung der continuirlichen Flosse in separate Pinnae, wie wir sie auch bei nicht spinaciden Haien finden (siehe über die Gründe p. 48), zur Zeit der Bildung der Stacheln schon bestand.

Es ist eine verbreitete Ansicht, die Flossenstacheln seien immer die ersten Stacheln der Flosse, woraus hervorgehen würde, dass sie sich sehr spät, zu einer Zeit, in der die Flossen bereits ihre geringe

jetzige Länge hatten, gebildet hätten. Das ist nicht richtig. Schon THACHER (1877) bildet Taf. LVII und LVIII bei *Acanthias americanus* einen Knorpelstab vor der vorderen Dorsalis und im Maximum 5 Knorpel vor der hinteren Dorsalis ab. Er geht aber im Text nicht hierauf ein, und in der Folge scheint Niemand mehr, ausser MAYER, diese Knorpel beobachtet zu haben, und auch dieser nur bei der 2. Dorsalis (Taf. XVIII, Fig. 7).

Ich finde bei einem jungen *Acanthias blainvillei* von 20 cm Länge den Strahl vor dem Stachel der 1. Dorsalis bedeutend grösser als MIVART. Bei einem noch kleineren Exemplar von 7 cm Länge war ein solches Strahlenrudiment noch nicht angelegt. Bei einem *Acanthias vulgaris* fand ich vor der 1. Dorsalis sogar 2 Radien, von denen der eine noch Gliederung zeigt, ein Beweis dafür, dass zur Zeit der Bildung des Flossenstachels hier noch eine grössere Anzahl von Radien gelegen haben muss, denn ein Strahl, der sogar noch, nachdem er durch die Ausbildung des Stachels seiner ursprünglichen Function beraubt ist, so mächtig erhalten bleibt, kann nach allem, was wir über den Bau der stachellosen Flossen wissen, nicht dem Vorderende der Flosse entsprochen haben. Dies ist um so unwahrscheinlicher, als ich auch vor der 2. Dorsalis, ähnlich wie bei *Acanthias blainvillei*, noch die Reste von 3 Strahlen fand. Auch ist, wie ich oben ausführte, anzunehmen, dass der Stachel sich auf einem grösseren Radius anlegt. Grössere Dimensionen erreichen aber im Allgemeinen in Folge der namentlich vorn einsetzenden Reduction die Radien der stachellosen Flossen erst zu Ende des ersten oder zu Anfang des zweiten Drittels ihrer Zahl, d. h., wenn wir z. B. eine Flosse von 24 Radien haben, werden im Allgemeinen die ersten 7 Radien ziemlich unbedeutend sein. Natürlich lässt sich hier keine zahlenmässige Relation feststellen, so viel aber wird man aus dem Vergleich mit stachellosen Flossen entnehmen können, dass vor dem Stachel immer nur eine mehr oder weniger hohe Zahl von Radien gelegen haben muss; auch das Verhalten der Nerven spricht hierfür. Dass solche Strahlen vor dem Stachel bisher nur bei *Acanthias* gefunden wurden, kann nicht Wunder nehmen, denn gerade die Ausbildung des Stachels musste die davor liegenden Radien zur vollkommenen Bedeutungslosigkeit herabdrücken. Dass die Behauptung, ein Stachel bilde sich nur an einer solchen Stelle aus, wo ein Radius anderen gegenüber überwiege, richtig ist, dafür zeugen auch die Verhältnisse der Pleuracanthiden und Holocephalen. Bei ihnen kann, da die Flosse continuirlich ist, von einem Ueberwiegen eines Strahles über andere nur am Vorderrande der Flosse die Rede sein, denn nur hier hat ein Radius nicht einen gleich gearteten vor sich. Daher finden wir bei *Pleuracanthus* den Stachel am Kopf, bis wohin sich die Flosse erstreckte (vergl. p. 36), bei den Holocephalen direct caudal von diesem.

Fig. 20. *Acanthias vulgaris*, 1. Dorsalis. *Sp* Stachel, *x* Radien, die vor dem Stachel liegen.

Ich möchte jetzt noch kurz die Umwandlungen besprechen, die Skelet und Muskulatur einer Flosse bei Ausbildung eines Stachels erfahren.

Textfigg. 13 und 21 zeigen uns den Zustand primitiver Flossen, die aus einer Anzahl gleichwerthiger Radien bestehen. Dem entsprechend finden wir die Muskulatur in untereinander parallel geordneten Bündeln (Textfig. 22). Anders muss das bei einer Flosse werden, die einen Stachel erwarb. Die Muskelbündel haben es dann bei ihrer Contraction nicht mehr mit einer Reihe gegliederter, mit ihren Theilen leicht gegen einander beweglicher Radien zu thun, vielmehr setzt der ungegliederte mächtige Stachel, mit dessen Ausbildung meist eine tiefere Einsenkung des Flossenskelets Hand in Hand geht, einer freien Beweglichkeit in der bisherigen Form ein Hinderniss entgegen. Soll noch eine Beweglichkeit einzelner Theile der Flosse bewahrt bleiben, so muss eine Umordnung der Muskulatur nothwendig eintreten. In dem Stachel paralleler

Richtung kann sie nicht mehr wirken; dagegen stehen einer Contraction in mehr longitudinaler (oro-caudaler) Richtung, die für die Ausübung der neuen Function der Steuerung nothwendig ist, keine Hindernisse entgegen. So wird der Zustand bei *Cestracion* erreicht (Textfig. 23a). Eine solche Umordnung der Muskulatur konnte um so leichter eintreten, als der Ursprung an dem dem mächtigen Stachel angeschlossenen Knorpel und dem Stachel selbst sehr vortheilhaft ist. Durch die Zusammendrängung der Muskelbündel nach dem unteren Theil des Stachels hin geht hier die Sonderung in

Fig. 22.

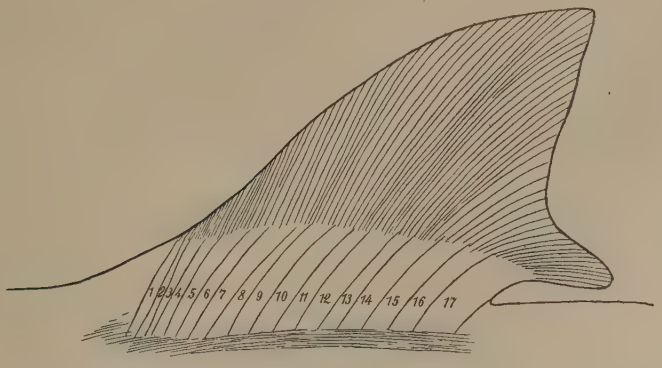


Fig. 21.

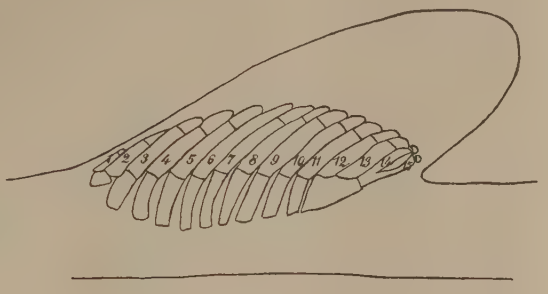


Fig. 23a.

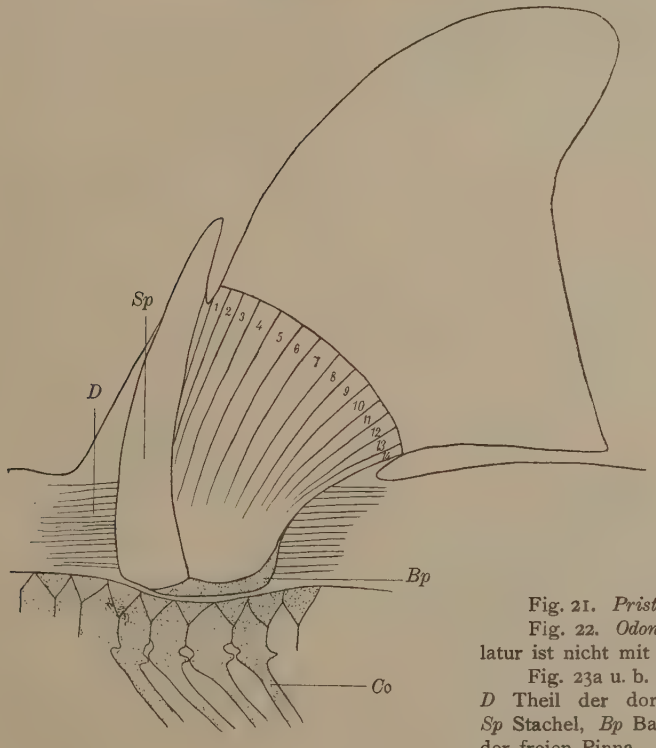


Fig. 23b.

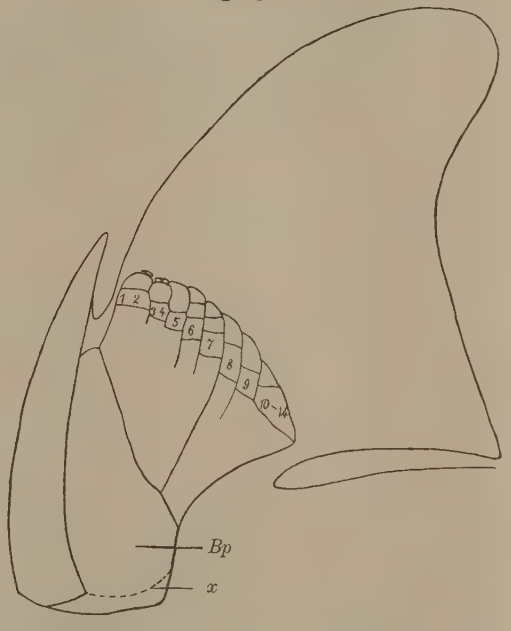


Fig. 21. *Pristiurus melanostomus* (Länge ca. 45 cm). 2. Dorsalis. Vergr. 2 : 1.

Fig. 22. *Odontaspis americana*. Flossenmuskeln. Die dorsale Rumpfmuskulatur ist nicht mit dargestellt. Vergr. 2 : 3.

Fig. 23a u. b. *Cestracion philippi*. Muskulatur und Skelet der 1. Dorsalis. *D* Theil der dorsalen Rumpfmuskulatur, die vorn am Stachel ansetzt, *Sp* Stachel, *Bp* Basalplatte, *Co* Rippen, Linie *x* Ursprungslinie des Muskels der freien Pinna. Vergr. ca. 5 : 6.

einzelne Muskelbündel verloren. Dem entspricht auch die Verschmelzung der einzelnen Knorpelradien zu einer Basalplatte[1]); je mehr sich nach der hinteren oberen Flossenperipherie hin die Bündel noch gesondert erhalten, desto mehr einzelne Radien sind noch zu unterscheiden. Es beruht das darauf, dass

1) Zur Verschmelzung der Radien als Basalplatte dürfte der Stachel vielleicht nicht nur indirect durch die veranlasste Umordnung der Muskulatur, sondern auch direct durch ein Stützbedürfniss beigetragen haben. Bei einem Embryo von *Acanthias blainvillei* fand ich Basalplatte und Knorpelpulpa des Stachels noch getrennt.

das zwischen den einzelnen Bündeln befindliche Bindegewebe fest an das zwischen den Radien befindliche befestigt ist. Wie der Vergleich der beiden Textfiguren lehrt, kann die Concrescenz der Radien, die doch hier ursprünglich durch die Anordnung der Muskulatur bedingt war, dem Confluiren der Muskeln voraneilen. So sind z. B. die Muskelbündel 10—14 noch wohl geschieden, die Radien 10—14 aber verschmolzen. Der Grund hierfür ist leicht einzusehen.

Die Flosse als Ganzes ist in diesem Stadium relativ wenig activ beweglich; die Basalplatte, der bei den Holocephalen eine hohe Bedeutung für die Bewegung des Stachels zukommt, besitzt eine solche hier nicht; die enge An-, ja Einlagerung des Stachels in die Wirbelsäule lehrt, dass hier namentlich eine Fixation erreicht werden sollte. Die vor dem Stachel liegende dorsale Rumpfmuskulatur, die an dessen vorderer Umgrenzung ansetzt, kann eine Rotation der Flosse nach vorne hervorrufen. Erleichtert wird eine solche Bewegung durch die Concentration der Flossenbasis, die sich schon äusserlich (Textfig. 23) an der Gestalt der Flosse ausspricht und durch die oben erwähnten Gründe bedingt ist.

Wenden wir uns nun zu den Holocephalen, so finden wir, dass im Bau der Stachelflosse noch wesentliche Veränderungen eingetreten sind. Schon äusserlich zeigt sich, dass die Flosse, die bei Spinaciden, *Cestracion* und *Hybodus* noch eine recht ansehnliche war, nun einen unbedeutenden Appendix darstellt, welcher, wenn der Stachel in der Falte lagert, ganz ausser Function gesetzt ist. Immerhin wäre es unrichtig, anzunehmen, dass einer successiven Ausbildung des Stachels eine successive Rückbildung der Flosse entsprach. Dies ist insofern zutreffend, als, wie ich oben (p. 38) auszuführen suchte, die Continuität der Flosse leidet; aber die dem Stachel benachbarten Flossenstrahlen nehmen doch wie er an Bedeutung zu, wenn auch sonst die Flosse den Charakter einer rudimentär werdenden hat. Von der Basalplatte ziehen nur noch geringe Muskelmassen zu den Hornstrahlen. Dem mächtigen Stachel entspricht dagegen eine sehr kräftige Muskulatur. Diese Muskeln liegen medial von der übrigen, gleichmässig von Myosepten durchzogenen dorsalen Rumpfmuskulatur, die sie (vergl. Textfig. 24) zum grössten Theil verdeckt. In Textfig. 25 sind diese mächtigen lateralen Muskelmassen weggenommen, und man sieht nun die eigentliche Muskulatur des Stachels. Aufgerichtet aus seiner Falte wird er durch den mächtigen Musculus levator spinae, zurückgeklappt durch den Musculus depressor spinae, der noch von einem grossen Theil der Innenfläche der grossen, aus verschmolzenen Wirbeln bestehenden Knorpelmasse seinen Ursprung nimmt und seine Insertion an der oro-ventralen Kante der

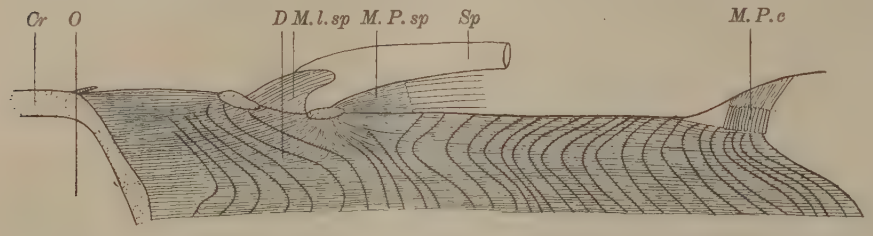


Fig. 24. *Chimaera monstrosa.* Theil der dorsalen Rumpfmuskulatur, *Cr* Cranium, *O* Orbita, *D* dorsale Rumpfmuskulatur, *M. l. sp* Musculus levator spinae, *Sp* Spina, *M. P. sp* Muskulatur der freien Pinna, *M. P. c* Muskulatur der continuirlichen Flosse. Vergr. ca. 3 : 5.

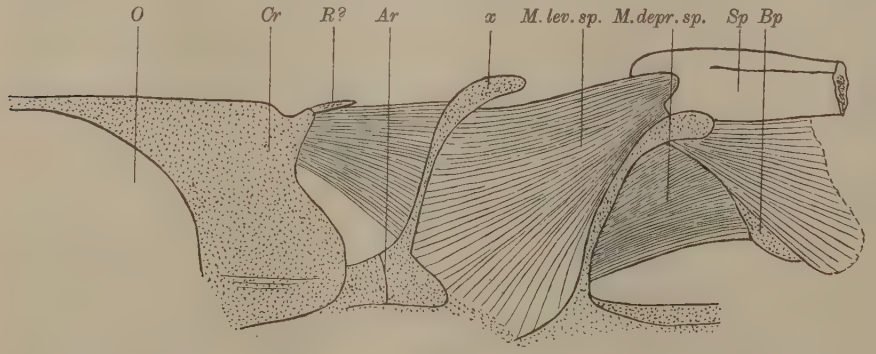


Fig. 25. *Chimaera monstrosa.* *R.?* Radius der am Cranium angegliedert ist ? ?. *Ar* Articulation des Craniums mit Wirbelsäule, *M. depr. Sp* Musculus depressor spinae, *Bp* Basalplatte. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 24. Natürl. Grösse.

Basalplatte des Stachels findet. Die nicht uninteressanten Verhältnisse der spinalen Innervation wurden nicht dargestellt.

Was das Skelet anbetrifft, so ist ausser den oben besprochenen Punkten zu erwähnen, dass mit dem vollkommenen Verschwinden der in Bündel gesonderten Anordnung der Muskulatur, die sich zu den Hornstrahlen begiebt, nun auch die letzten Anzeichen eines einstmaligen Bestehens von vielen Radien an Stelle der Platte, wofür wir bei Spinaciden noch Beweise hatten, fehlen. Diese Platte hat sich jedoch nicht in gleichem Maasse zurückgebildet, wie der von ihr zu den Hornstrahlen ziehende Muskel, da an ihr, wie erwähnt, der wichtige Musculus depressor spinae ansetzt.

Was die Knorpelmasse, auf welcher der Stachel gelenkt, anbetrifft, so war schon Joh. Müller (vergl. p. 37) bekannt, dass er aus metameren Gebilden entstand. Es ist nun sehr auffällig, dass, während die Neuralbogen im Uebrigen sehr unbedeutend sind, sie hier so weit dorsalwärts reichen (Textfig. 9a). Immerhin ist das durch Anpassung an den Stachel begreiflich. Schwieriger erscheint es mir zu erklären, warum sich, ziemlich unabhängig von dem massigen Complex, der Fortsatz *x* erhielt. Sehen wir nun auf der Textfig. 9a zu, was für Skeletgebilde in der horizontalen Verlängerung dieses Knorpelfortsatzes liegen, so stossen wir auf die Knorpelpulpa des Flossenstachels, auf dessen Basalplatte, endlich auf die knorpeligen Flossenradien. Dieser Fortsatz nimmt also genau die gleiche Lage ein, wie alle anderen Radien der ehemals continuirlichen Flosse. Da ich oben besonders darlegte, dass vor einem Flossenstachel wohl immer noch Radien gelegen haben müssen, so muss die Möglichkeit, dass der Fortsatz *x* solchen oder einem solchen seine Entstehung verdanke, zugegeben werden. Auch die Verhältnisse der Textfigg. 24 und 25, wo ein Knorpelstab am hinteren Ende des Craniums sitzt und an einer kleinen Stelle continuirlich in dieses übergeht, wären hierfür nicht ungünstig. Sollte diese hier ohne Kenntniss der Ontogenese der Gebilde nur mit äusserster Vorsicht aufzunehmende Vermuthung, dass dieser Knorpelstab ein ehemaliger Flossenradius, nicht aber etwa eine secundäre Verknorpelung von straffem Bindegewebe sei, sich begründen lassen, so hätten wir direct einen Parallelfall zu *Pleuracanthus*, nur dass bei letzterem der Radius, der am Cranium sitzt, einen Stachel trägt.

VII. Die sogenannten Lippenknorpel der Dipnoer und die Lippenknorpel der Selachier.

a) Dipnoer.

Die Frage nach dem Vorhandensein und der Bedeutung der Lippenknorpel hat ebenso wie bei den Selachiern (vergl. K. Fürbringer, 1903, p. 372—381) eine sehr verschiedene Beantwortung gefunden.

Bei *Lepidosiren* unterschied Bischoff (1840, Taf. IV, Fig. 5 und 7) ebenso wie Hyrtl (1845, Taf. I, Fig. 1) einen oberen und unteren Lippenknorpel, Peters (1845, Taf. II, Fig. 2) bei *Protopterus* 2 obere und 3 untere. Günther's Angabe von 2 oberen Lippenknorpeln und einem unteren (1871, p. 122) wurde schon von Huxley (1876, p. 32) zurückgewiesen, der Fig. 4 und 5 zwei andere obere Lippenknorpel abbildet, die auch von Miall (1878, p. 18) in der gleichen Weise gedeutet werden. Wiedersheim (1880, p. 164 und 165) weist für *Protopterus* nach, dass der hintere obere Lippenknorpel von Peters (Wiedersheim, Taf. VII, Fig. 3 *Af*) ein Theil des Craniums ist. Den vorderen erwähnt er nicht; vom unteren zeigt er, dass dieser einen Theil der Mandibula vorstelle. Röse (1893, p. 827—830) bezeichnet bei *Protopterus* und *Ceratodus* Theile der Nasenkapsel und der Mandibel als Lippenknorpel und homologisirt sie den Lippenknorpeln der Selachier.

Pollard (1895, p. 396) hält es für möglich, dass der ganze durchbrochene Theil der Nasenkapsel einen nasalen Lippenknorpel vorstelle. Es braucht wohl kaum darauf hingewiesen zu werden, dass diese Ansicht jeder Begründung entbehrt. Ferner vergleicht er p. 407 den Processus antorbitalis, der den Dipneumones

ebenso wie den Selachiern zukommt, und den oberen hinteren Lippenknorpel des *Ceratodus* einem prepalatine piece der Siluroiden. Abgesehen davon, dass diese Homologisirung von Knorpeln der Dipnoer mit solchen von hochgradig differenzirten Teleostiern durch nichts begründet wird, werden diesen letzteren zwei unter den Dipnoern gar nicht gleichwerthige Skelettheile zur Vergleichung herangezogen.

Die gründlichsten Erörterungen über die „Lippenknorpel" der Dipnoer verdanken wir, neben WIEDERSHEIM, BRIDGE (1898, p. 341, 352—353, 358—359). Dieser Autor bestätigte für *Protopterus* und *Lepidosiren* die Angabe WIEDERSHEIM's, dass die oberen Lippenknorpel früherer Autoren Theile des Craniums, einen Antorbitalfortsatz vorstellten, und wies für *Lepidosiren* (Taf. XXVIII, Fig. 1), wie es schon PETERS, (1845, Taf. II, Fig. 2) für *Protopterus* gethan hatte und ich es für beide Dipneumones bestätigen kann, einen Knorpel vor diesem Antorbitalfortsatz nach, welchen er als einzigen wirklichen Lippenknorpel bezeichnet. Für den Unterkiefer beurtheilt er mit WIEDERSHEIM die unteren Lippenknorpel anderer Forscher (BRIDGE, Taf. XXVIII, Fig. 7) als Auswüchse des MECKEL'schen Knorpels. Betreffs *Ceratodus* hält BRIDGE von dem vorderen „Labialknorpel" HUXLEY's (vergl. meine Taf. XXXIX, Fig. 27) für möglich, dass er einen Subnasalknorpel [1]), der sich von der Nasenkapsel lateral getrennt habe, vorstelle, während er hinsichtlich des hinteren nicht zur Entscheidung kommt, ob er dem unteren von *Lepidosiren* (*u. l. c* seiner Taf. XXVIII, Fig. 2) oder dem Antorbitalfortsatz homolog ist. Ueber den lower labial GÜNTHER's giebt er p. 355 kein Urtheil ab.

Ich konnte den letzteren bei keinem der 3 von mir untersuchten Exemplare getrennt von dem MECKEL'schen Knorpel nachweisen, und auch bei den von mir untersuchten jungen Stadien ist von einer Discontinuität nichts zu sehen; eine geringe Einschnürung im vorderen Viertel des MECKEL'schen Knorpels dürfte, zumal ich sie blos auf der linken Seite constatirte, nur eine individuelle Variation vorstellen. Es muss damit die Lehre von dem Vorhandensein eines lower labial bei *Ceratodus* endgültig fallen. Was den vorderen oberen „Lippenknorpel" anbetrifft, so kann ich BRIDGE beistimmen, wenn er diesen als ein isolirtes Stück des ventralen Theiles der Nasenkapsel (Subnasalknorpel) ansieht [2]). Diese Anschauung wird dadurch unterstützt, dass ich an einem Exemplar in der Verlängerung des Fortsatzes, der vermuthlich den dorsalen Schenkel dieses Subnasalknorpels vorstellte, ein Knorpelrudiment fand (Taf. XXXIX, Fig. 27 π), welches beweist, dass dieser Knorpelfortsatz nicht etwa ein in der Entwickelung, vielmehr ein in der Rückbildung begriffener ist [3]). Die Verbindung der beiden oberen Knorpel lateral vom hinteren Nasenloch (Fig. 27) ist als eine secundäre Schutzvorrichtung anzusehen. Auf dieser Figur ist auch zu sehen, dass der hintere Knorpel nicht, wie HUXLEY p. 32 und 33 angiebt, mit dem Knorpelcranium verbunden ist; vielmehr kann man deutlich erkennen, dass er von diesem durch den absteigenden Fortsatz des Supraorbitale und den aufsteigenden des Pterygopalatinums getrennt ist. Man könnte daraufhin nun annehmen, dass auch der hintere „Labialknorpel" aus einem Subnasalknorpel hervorgegangen sei. Hierfür fehlt jedoch die Grundlage, da auch bei *Lepidosiren* und *Protopterus* der einzige von BRIDGE als Labialknorpel anerkannte Skelettheil, der dem von *Ceratodus* seiner ganzen Lage nach homolog [4]) ist, keine Verbindung mit der lateralen Wand der Nasenkapsel hat.

1) Wenn BRIDGE p. 357 WIEDERSHEIM den Vorwurf macht, er habe die subnasal cartilages übersehen, so muss ich bemerken, dass dieser sie 1880, Taf. VIII, Fig. 18 deutlich abgebildet hat. Dagegen kann ich weder am erwachsenen *Protopterus*, noch an dem jungen Thiere von 5,5 cm eine Abtrennung des vorderen Theiles der Nasenkapsel (WIEDERSHEIM, Taf. VII, Fig. 5 *Pk*) finden.

2) Auch SEWERTZOFF (1902, p. 602) äussert diese Vermuthung.

3) Es könnte ja nun angenommen werden, dass bei dem primitiveren *Ceratodus* auch hier im Bestehen eines isolirten Knorpels etwas Primitives bestände und demnach der Subnasalknorpel des *Protopterus* ein imitatorisches Homologon sei. Mir erscheint diese Annahme zu gekünstelt.

4) Diese Homologie gründe ich einmal auf die gleiche Lage, die der Knorpel an der hinteren Circumferenz des hinteren Nasenloches einnimmt, dann auf die Lage zum Pr. antorbitalis; sowohl bei *Protopterus* wie *Ceratodus* liegt der Knorpel oral und ventral von diesem Fortsatz. Bei ersterem in geringerem Maasse, denn hier hat sich wohl durch Fensterbildung der Pr. antorbitalis, der bei *Ceratodus* von der Nasenkapsel ausgeht, von dieser gelöst und ist in ein tieferes Niveau gerathen.

Hier giebt die Ontogenese Aufklärung; bei den mehrfach erwähnten jungen Stadien von *Ceratodus* konnte ich erkennen, dass der „hintere Labialknorpel" in continuirlichem Zusammenhang mit dem postnasalen Knorpelcranium steht. Er stellt somit, wie dies schon SEWERTZOFF (1902, p. 602) glaubte, keinen dem Lippenknorpel der Selachier vergleichbaren Skelettheil dar. Ich nenne ihn nach seiner Lage bei den Dipneumones Postnasalknorpel. Die Abtrennung geschieht durch die vorerwähnten perpendiculären Fortsätze des Supraorbitale und des Pterygopalatinum, die sich wohl namentlich als Stütze des mächtigen Zahnes ausbildeten. Bei dem *Protopterus* von 5,5 cm konnte ich eine Verbindung mit dem Knorpelcranium nicht mehr nachweisen. Ich zweifle sogar daran, ob das angesichts des hochgradig rudimentären Zustandes des Knorpelcraniums bei den Dipneumones an jüngeren Stadien gelingen wird. Da jedoch der homologe Knorpel bei *Ceratodus* die erwähnte Genese hat, darf auch für sie mit Sicherheit diese Entstehung angenommen werden. Ich kann daher, wie ich das schon 1903 p. 622 kurz erwähnte, in keinem der vielen als obere Labialknorpel gedeuteten Gebilde etwas denen der Selachier homologes erkennen. Die Annahme solcher an der Mandibel von *Ceratodus* wurde schon zurückgewiesen. Die von früheren Beobachtern bei den Dipneumones als untere Lippenknorpel gedeuteten wurden von WIEDERSHEIM 1880 und BRIDGE als Auswüchse des MECKEL-schen Knorpels aufgefasst und das isolirte Auftreten des einen derselben auf Reduction zurückgeführt.

Ich fand sowohl bei *Lepidosiren* wie bei *Protopterus* den vor dem hinteren isolirten Knorpel gelegenen Fortsatz von dem MECKEL'schen Knorpel getrennt, während die vorderen mit der anderen Seite an ihrer Basis verschmolzenen in den beiden untersuchten Exemplaren von *Protopterus* continuirlich mit dem MECKEL'schen Knorpel zusammenhängen. Ein Gleiches kann man auch bei PETERS (Taf. II, Fig. 2) sehen, während bei WIEDERSHEIM, der den isolirten Knorpel nicht abbildet, der mittlere ohne Grenze in den MECKEL'schen Knorpel übergeht (Taf. VII, Fig. 4.) Vergleichend-anatomisch könnte man nun annehmen, dass die vorderen Fortsätze in der Continuität etwas Primitives bewahrt hätten; am mittleren trat eine Abgliederung ein, und der hintere wurde in Folge seiner Isolation schon rudimentär. Diese Ansicht, der ich erst huldigte, wird durch die Ontogenie nicht unterstützt. Bei dem *Protopterus* von 5,5 cm konnte ich die beiden hinteren deutlich als getrennte Knorpeltheile nachweisen, während der vordere nur einen Theil des MECKEL'schen Knorpels ausmacht. Man könnte hier an eine Cänogenie denken, dass die abgegliederten Knorpel sich auch schon getrennt anlegten. Für den hinteren isolirten liesse sich das rechtfertigen, dagegen würde ich es nicht wagen, diese Erklärung für den mittleren, dessen Trennung vom MECKEL'schen Knorpel beim Erwachsenen oft sehr schwer nachweisbar ist, anzuwenden. Ich muss es daher beim jetzigen Stand unserer Kenntnisse für nicht ganz ausgeschlossen halten, dass mittlerer und hinterer Knorpel der Unterlippe der Dipneumones secundäre Verknorpelungen sui generis vorstellen, die auch bei *Ceratodus* keine Analoga hätten. Sollte die Untersuchung an jüngeren Stadien eine getrennte Entstehung, an der ich noch Zweifel hege, zeigen, so wäre dann ein besonderer Name, wie etwa Paramandibulare, zu empfehlen. Der vordere Complex (Taf. XXXIX, Fig. 28 π) dagegen stellt sich ontogenetisch als Teil des MECKEL'schen Knorpels dar und ist seiner ganzen Lage nach dem schaufelförmig ausgezogenen symphysalen Theile des MECKEL'schen Knorpels von *Ceratodus* homolog.

Es ergiebt sich aus diesen Erörterungen, dass am Cranium der Dipnoer kein einem der Selachier homologisirbarer Lippenknorpel existirt. Die als obere angesehenen stellen Abkömmlinge der Nasenkapsel oder des präorbitalen Theiles des Craniums dar. Am Unterkiefer allerdings scheinen bei den Dipneumones vielleicht (??) zwei gesonderte Anlagen zu bestehen. Ihre Lage aber und ihr Fehlen bei dem primitiven *Ceratodus* lässt sie als secundäre Erwerbungen der Dipneumones ansehen, womit ein Vergleich mit dem unteren Lippenknorpel der Selachier hinwegfällt. Im Gegensatz hierzu giebt WIEDERSHEIM (1902, p. 95) an, die oberen Knorpel entsprächen den Lippenknorpeln der Selachier.

Dass eine Beziehung auf einen präoralen Tentakelapparat, wie POLLARD ihn vermuthet, vollkommen ausgeschlossen ist, sei nur deshalb noch einmal hervorgehoben, weil GEGENBAUR (1898 p. 364), wohl unter Berücksichtigung von POLLARD's Arbeit bemerkt: „Wir haben also für die Gnathostomen noch die Ueberreste eines präoralen Apparates, der sein Skelet nur bei Elasmobranchiern und Dipnoern in einigem Umfange zeigt. . . . ."

b) Selachier.

Ueber die Lippenknorpel der Selachier sei noch eine kurze Bemerkung erlaubt. In einer ausführlichen Erörterung ihrer Lippenknorpelverhältnisse (1903 p. 362—381) konnten von mir p. 364 bei den primitiven Notidaniden nur recht kleine Lippenknorpel erwähnt werden. Es könnte nun im Hinblick auf diese behauptet werden, hier hätten wir den ersten Beginn einer Lippenknorpelbildung, und erst bei minder primitiven Formen erreichten sie secundär eine grössere Ausdehnung, die schliesslich einen Bogen vortäuschte. Diesem Einwand kann von vornherein durch folgende Beobachtung begegnet werden. Bei einem mir von Professor BRAUS zur Verfügung gestellten jungen Exemplar von *Hexanchus griseus* fand ich caudal von dem einen (verglichen mit dem des *Heptanchus* ansehnlichen) Lippenknorpel in einem Streifen straffen Bindegewebes, der zum Mundwinkel zog, zwei kleine Knorpelrudimente (siehe Textfig. 26). Diese wären als neu auftretende vollkommen functionslos und sind demnach als Zeugnisse der früheren weiteren Ausdehnung des oberen Labialknorpels zu deuten. Wie in dem 1903 p. 365 erwähnten Fall fand ich auch hier nur einen Lippenknorpel, der sowohl von dem damals beobachteten, wie von den beiden durch GEGENBAUR 1872 beschriebenen stark abweicht. Bei einem rudimentären Gebilde ist eine so bedeutende Variation sehr wohl verständlich.

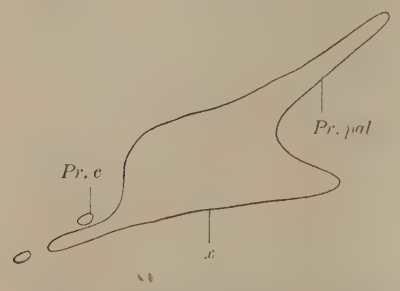


Fig. 26. *Hexanchus griseus*, etwas über 1½ m Lippenknorpel. *Pr. pal* Theil, der sich an Palatinum anlegt, *Pr. c* caudalster Fortsatz. Die Linie *x* verläuft annähernd parallel dem Rand der Oberlippe. Vergr. ca. 1 : 1.

Auf Grund dieser und der 1903 gemachten Beobachtungen muss ich den von O. REIS (1897 p. 63—64) geäusserten Anschauungen über die Art der Degeneration der Lippenknorpel entgegentreten. Nach ihm sollen die Lippenknorpel bei rostrolateraler Kieferstellung mehr und mehr nach dem Quadratgelenk zu gedrängt werden, und in den Verhältnissen der Notidaniden und des *Chlamydoselachus* meint er hierfür die Belege zu finden. An diesen lässt sich jetzt eher das Umgekehrte demonstriren. Dass bei *Hexanchus* die caudalen, also dem Quadratgelenk benachbarten Theile degeneriren, wurde eben erwähnt; bei *Heptanchus* wies ich 1903, Taf. XVII, Fig. 17 ein sehr weit vom Gelenk entferntes Rudiment nach, und bei *Chlamydoselachus*, wo sie nach der Ansicht von O. REIS, ganz nach hinten verdrängt, verschwunden sein müssten, bildete ich sie (Taf. XVI, Fig. 1) in mächtiger Ausbildung ab. Auch seinen Ausführungen über die Lippenknorpel der Holocephalen kann ich nicht beistimmen. Die Rudimente der unteren Lippenknorpel von *Chimaera* homologisirt REIS mit Knorpelgebilden von *Scyllium* und *Pristiurus*, in denen GEGENBAUR Kiemenstrahlenrudimente der Mandibel sah. Diesem Vergleich von REIS vermag ich nicht zu folgen, denn diese von ihm submentale Knorpel genannten unteren Lippenknorpel liegen weit vom hinteren Rand der Symphyse ab in unmittelbarer Nähe der Zahnplatten. Die Unzulänglichkeit dieses Vergleichs erhellt auch aus den Verhältnissen des unteren Lippenknorpels von *Callorhynchus* (vergl. meine Taf. XVI, Fig. 4, 1903), und dieser sollte von Kiemenstrahlen abstammen? Wenn REIS angiebt, dass seine Deutung sich auch in BRONN's Klass. u. Ordn. d. Thierr. p. 56 finde, so ist er im Irrthum. Dort wurde angegeben, dass sich rudimentäre

Radien am Unterkiefer fänden; unter diesen können aber nicht die unteren Lippenknorpel, sondern nur die von HUBRECHT 1877, Taf. XVII, Fig. 2 *s* angegebenen Gebilde gemeint sein. Dass auch bei *Pristiurus* das Vorkommen von Kiemenstrahlenrudimenten an der Mandibel fraglich ist, darauf wies ich 1903, p. 393 und 394 hin. Wenn nun REIS p. 67 angiebt, dass die von JAEKEL als Hypophyalia gedeuteten Elemente mit Kiemenstrahlenrudimenten zu vergleichen sind, so würde ich dem angesichts der Vorkommnisse der 1903 bei *Scymnus, Odontaspis* und *Hexanchus* p. 394, 398—400 erwähnten Knorpel nicht von vornherein abweisend gegenüberstehen, wenn mir nicht die Besichtigung des Originals zur Fig. 1, Taf. XCVI von FRITSCH, auf die sich die Deutung von REIS stützt, das Bedenken wachgerufen hätte, dass das von FRITSCH als Zungenbein, von REIS als submentaler Knorpel gedeutete Gebilde nur einen hier zufällig abgequetschten Theil der Mandibula darstelle.

Auch den Ausführungen von REIS über die intermandibuläre Muskulatur (p. 64—67) kann ich in vielen Punkten nicht beistimmen (vergl. 1903, p. 370—372, 384—388). Die Wiederaufnahme der Ansicht DOHRN's von der Entstehung der Kieferbogen aus 2 Bogen bedarf wohl keiner Widerlegung.

VIII. Die Kiemenbogen und einige Bemerkungen über Branchialmuskeln und Nerven.

a) Zahl der Kiemenbogen der Dipnoer.

Man hat der Zahl der Kiemenbogen vielfach einen ganz besonderen Werth für die Beurtheilung des primitiven Verhaltens einer Form beigelegt, und es gründet sich die Annahme der tiefen Stellung der Notidaniden und des *Chlamydoselachus* mit Recht zum Theil auf die hohe Zahl ihrer Kiemenbogen. Auch bei den Pleuracanthiden hat man versucht, den primitiven Merkmalen ein neues, in dem Nachweis einer die Fünfzahl übersteigenden Kiemenbogenzahl hinzuzufügen. So glaubt FRITSCH hinter den 5 bekannten Kiemenbogen noch 2 weitere nachweisen zu können, JAEKEL dagegen einen vor dem 1. Kiemenbogen. Auf diese Versuche und andere ging ich schon 1903, p. 413—416 ein.

Die Differenz in den Anschauungen dieser Forscher erklärt sich zum Theil daraus, dass, wie ich mich am Original überzeugen konnte, FRITSCH, Taf. XCVI, Fig. 4 einen Theil des Hyoids als 1. Kiemenbogen auffasste.

Man glaubte nun auch bei den Dipnoern mehr als 5 Kiemenbogen gefunden zu haben. Und wie im Falle der Pleuracanthiden wurde dieser neue Kiemenbogen von den verschiedenen Forschern gerade an den beiden entgegengesetzten Enden des Kiemenskelets angenommen. HUXLEY (1876, p. 37 und p. 27, Fig. 2) nimmt hinter dem 5. Kiemenbogen noch einen 6. an. Für *Protopterus* giebt eine grosse Anzahl von Forschern ein Bestehen eines Kiemenbogens zwischen dem Hyoidbogen und dem ansehnlich ausgebildeten 1. Kiemenbogen an. Hierfür treten ein: OWEN; PETERS, 1845, p. 4; MC DONNEL, 1858—59; MIALL, 1878, p. 13; WIEDERSHEIM, 1880; PINKUS, 1894, p. 318 (mit Reserve); BRIDGE, 1898, p. 361 u. 362; JAQUET, 1898, p. 343. WIEDERSHEIM 1898 spricht im Text von nur 5 Kiemenbogen, seine Figur aber weist deren 6 auf. 1902, p. 95 giebt er in Anmerkung 2 an, dass dieser erste von 6 Kiemenbogen eventuell als Hyobranchiale (VAN WIJHE) zu deuten sei.

Gegen diese Anschauungen, dass *Protopterus* 6 Kiemenbogen zukämen, hat sich 1896 W. N. PARKER (p. 161) gewendet. Er sagt hier: „The . . . . hyoid is followed by five rudimentary branchial arches" and WIEDERSHEIM's figure would be perfectly correct if the first arch were struck out, for that which he figures

as the second is, I believe, in reality the first, the hyobranchial cleft lying directly in front of it". Ich kann hierin PARKER keineswegs beistimmen, denn dass die von WIEDERSHEIM abgebildete Knorpelspange wirklich existirt, konnte ich an 2 Exemplaren feststellen. Schliesslich hat sich zu der Frage noch M. FÜRBRINGER, 1897, p. 479—480 geäussert. Er verwirft die Deutung als 1. Kiemenbogen, lässt jedoch die Frage nach der Genese offen. Dieser Umstand und die Thatsache, dass sich spätere Untersucher, wie JAQUET 1898 und namentlich BRIDGE 1898, wieder der von fast allen Forschern getheilten Ansicht, dass der Knorpel einen solchen Bogen vorstelle, anschlossen, bewog mich, diese Frage nochmals nachzuprüfen.

Der strittige Skelettheil *Rkn*, den ich Taf. XL u. XLI, Fig. 18, 40 von einem *Protopterus* abbilde, trägt nur eine Reihe Kiemenreusen. PINKUS (1894, p. 318) hatte hierin einen Unterschied von den anderen Kiemenbogen gesehen. Es ist dieser jedoch keineswegs vorhanden, denn auch der letzte Kiemenbogen, der nur oral an eine Kiemenspalte stösst, besitzt, ebenso wie der von *Lepidosiren*, nur eine Kiemenreusenreihe; ihre Ausbildung ist eben an das Bestehen von Kiemenspalten geknüpft[1]), nicht etwa an das Bestehen der Kiemen, denn auch am 1. und 2. (ich rechne den problematischen Skelettheil nicht mit) finden sie sich in doppelten Reihen, obwohl diesen die Kiemen nach PARKER, MIALL und DOLLO fehlen. Es gelang mir, an meinem Exemplar am 2. Kiemenbogen die Reste von 6 vorderen Filamenten nachzuweisen, am 1. das Rudiment eines Filamentes. Bei dem 5,5 cm langen *Protopterus* waren die Filamente auch an den genannten Bogen stärker entwickelt. Dass dieses Verschwinden der Kiemenreusen, wie selbstverständlich, mit dem Schluss der Kiemenspalten Hand in Hand geht, zeigt auch der Vergleich mit *Lepidosiren*. Hier ist die Spalte zwischen 1. Kiemenbogen und Hyoid obliterirt, und demgemäss trägt derselbe Bogen, welcher bei *Ceratodus* und *Protopterus* noch 2 Reusenreihen trägt, nur eine hintere.

In einer anderen Beziehung sind die Verhältnisse der Kiemenreusen von Bedeutung. Bei *Ceratodus* sind sie entsprechend der bedeutenden Weite der Kiemenspalten und der hohen Entwickelung der Kiemen stark ausgebildet und von einer Art Knorpelgewebe gestützt[2]), das freilich noch keinen rein hyalinen Knorpel wie die Pharynxradien der Selachier vorstellt. Diese Knorpeltheile bestehen gesondert, solange die Reusen dem Kiemenbogen anliegen, und sind nur durch einen Strang strafferen Bindegewebes mit einander verbunden. Sie kommen auch in grosser Zahl dem Hyoidbogen von *Ceratodus* zu. An einem Exemplar dieses Dipnoers nun (Taf. XXXVII u. XXXVIII Fig. 19) bemerkte ich an der Stelle, wo die Kiemenreusen des Hyoids von diesem abtreten, um, die hinter ihm liegende Spalte überbrückend, sich zu dem 1. Kiemenbogen zu begeben, eine Aenderung. An Stelle der gesonderten knorpeligen Massen jeder einzelnen Kiemenreuse waren hier grössere Stücke getreten. Das eine Knorpelstück *Rkn* entsprach 2 Kiemenreusen, das andere 5. Man muss wohl diese Knorpelmassen als durch Verschmelzung der Kiemenreusenknorpel resp. Verknorpelung des erwähnten Bindegewebsstreifs entstanden ansehen. Der Grund für dieses Ereigniss liegt auf der Hand: solange die Reusen auf dem Hyoidbogen lagen, wurden sie von diesem gestützt, mit dem Abtreten von diesem musste eine neue Stütze geschaffen werden. Denken wir uns diese Ablösung der Kiemenreusen vom Hyoidbogen fortgesetzt, so würden immer mehr isolirte Knorpeltheile mit einander verschmelzen und wir schliesslich einen langgestreckten, einen Kiemenbogen nachahmenden Knorpelstab erhalten, der mit zunehmender Grösse eine mehr hyaline Beschaffenheit annehmen konnte. Schon der 5 Kiemenreusen entsprechende Knorpel zeigt einen mehr hyalinen Charakter.

1) Wenn BOAS, 1879, p. 338 sagt: Am 4. Kiemenbogen von *Ceratodus* befände sich nur eine Reihe knorpelartiger Fortsätze, so ist das ganz offenbar ein Druckfehler und soll heissen: am 5., zumal er kurz vorher die Verhältnisse richtig schildert.

2) Vergleiche auch BOAS 1879.

Eine solche Ablösung trat indessen bei *Ceratodus* nicht in so hohem Grade ein, denn hier verläuft das Hyoid dem Kiemenbogen parallel (Schema Textfig. 27a). Anders ist diese bei *Protopterus*. Hier ist die Symphyse der Hyoide weit oralwärts verschoben, es tritt eine Discrepanz zwischen Hyoid und Kiemenbogen ein (Schema Textfig. 27b). Die Folge dieser Verschiebung musste sein, dass die am Hyoid gelegene Schleimhaut mit ihren Kiemenreusen, da sie durch ihre Verbindung mit der caudalen Schleimhaut fixirt war, sich vom Hyoid ablöste (Schema Textfig. 27c) und hiermit der bei *Ceratodus* in seinen Anfängen

Fig. 27a.

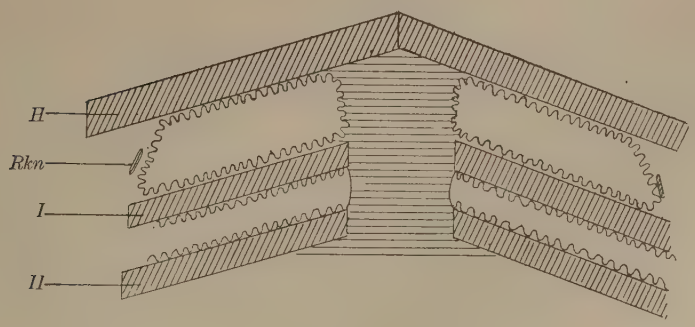


Fig. 27b.

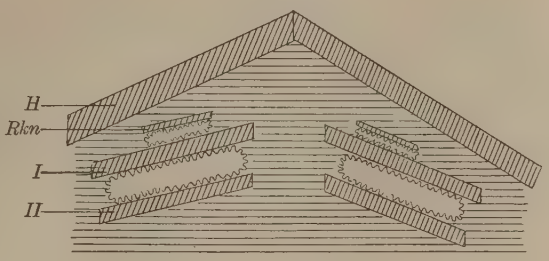


Fig. 27c.

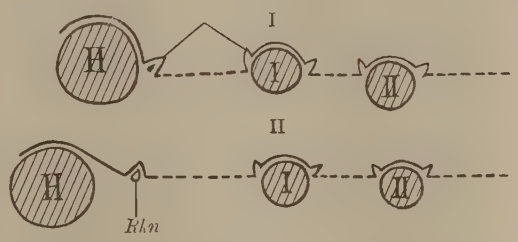


Fig. 27. a Schema des Verhaltens der Kiemenbogen und der Hyoidbogen bei *Ceratodus* in Frontalansicht. b Dasselbe bei *Protopterus*. c I Querschnittsbild bei *Ceratodus*; c II bei *Protopterus*. *H* Hyoidbogen, *I*, *II* 1. und 2. Kiemenbogen, *R* Reusen, *Rkn* Reusenknorpel. Die schräge Schraffirung soll Knorpel bedeuten, die horizontale Schleimhaut. Das nicht Schraffirte sind die Kiemenspalten.

beobachtete Bildungsprocess eines Knorpelstabes einsetzen konnte, dessen Resultat der als Kiemenbogen gedeutete Knorpel war. Eine solche Ablösung vom Hyoidbogen und Bildung eines Knorpels ist vielleicht, wenn wir nicht an der Genauigkeit der Untersuchungen zweifeln, gar nicht in allen Fällen eingetreten. So spricht Boas (1879, p. 344) von einer Reihe „gill-rakers", die am inneren Rande des Zungenbeinbogens sitzen. Hier waren natürlich die Bedingungen, welche meiner Ansicht nach die Bildung des Knorpelstabes veranlassten, nicht erfüllt; in der That berichtet Boas von nur 5 Kiemenbogen. Dem Ast a des Ramus posttrematicus von N. IX (Pinkus, 1894, p. 319) kann ich keine Bedeutung für die Entscheidung dieser Frage zugestehen, zumal er, wie Pinkus selber bemerkt, nicht einmal bis zu dem strittigen Knorpelstückchen reicht. Auch bei *Ceratodus* fand ich vom R. posttrematicus verschiedene Aestchen zur Schleimhaut und den Kiemenreusen abgehen.

Es braucht wohl kaum darauf hingewiesen zu werden, dass eine umgekehrte Ableitung der Kiemenreusen des *Ceratodus* von dem Knorpelstab des *Protopterus* ausgeschlossen ist. Dagegen könnte behauptet werden, dass dieser Knorpelstab gar nichts mit den Kiemenreusen zu thun habe, dass er vielmehr dem ersten Kiemenbogen von *Ceratodus* entspräche. Durch genaue Untersuchung der Nervenverhältnisse des Branchialapparates von *Ceratodus*, *Lepidosiren* und *Protopterus* (vergl. meine Taf. XL und XLI, Fig. 38 mit den Angaben von Pinkus 1894) konnte ich feststellen, dass der 1. Kiemenbogen (den strittigen Knorpel nicht mitgerechnet) bei allen 3 Formen homolog ist. Es könnte hiergegen eingewendet werden, dass nach Sewertzoff (1902, p. 608) die Rr. branchiales des Vagus zum 2.—5. Bogen verlaufen sollen, also nicht zum 1., wodurch dieser in eine Parallele mit dem Knorpel von *Protopterus* treten würde. Dem gegenüber muss ich bemerken, dass ich (Taf. XL und XLI, Fig. 38) einen Ramus praetrematicus des Vagus zum 1. Bogen

treten sah [1]). Eine weitere Parallele könnte man darin sehen, dass nach SEWERTZOFF's Fig. 1 A, p. 604 das Ceratobranchiale des 1. Kiemenbogens ganz rudimentär wäre. Beim Ausgewachsenen fand ich den 1. Bogen stets äusserst mächtig entwickelt, ebenso bei Larven des Stadiums $47^1/_2$ und 48. Ich kann daher den Befund SEWERTZOFF's (falls nicht überhaupt ein Irrthum in der Bezeichnung vorliegt) für keinen normalen halten. Es bleibt also, will man die Kiemenbogennatur dieses Knorpels aufrecht erhalten, nur noch die Annahme, es sei bei *Ceratodus* und *Lepidosiren* ein Kiemenbogen hinter dem Hyoid ausgefallen.

Wie aber hat man sich das Ausfallen eines Bogens aus der Reihe vorgestellt?

Man kann einmal annehmen, dass eine Kiemenspalte caudal von dem supponirten 1. Bogen obliterirt, man käme dann zu einer Rückbildungsreihe, wie sie im Schema Textfig. 28a oder in Textfig. 28b dargestellt wurde. Man kann nur sagen, dass beide Schemata höchst unnatürlich sind und durch Nerven und Gefässverlauf widerlegt werden. Auch der Knorpel wie die Kiemenreusen des 1. Kiemenbogens von *Ceratodus* verhalten sich in keiner Weise anders als die der folgenden Bogen.

Doch man könnte ja die Rückbildung der Kiemenspalte zwischen Hyoidbogen und dem angenommenen 1. Bogen annehmen (Schema Textfig. 28c). Der Beweis für diese Schematareihe ist ebenso wenig erbracht, wie für die anderen. Der nur noch auf einer Seite an eine Kiemenspalte grenzende Knorpel würde naturgemäss stark rudimentär werden, wie das von den letzten Kiemenbogen der Haie und Dipnoer zur Genüge bekannt ist. Auch der 1. Kiemenbogen von *Lepidosiren*, der keine Spalte vor sich hat, zeigt dies. Die Kiemenreusen des Hyoidbogens müssten natürlich bei der Obliteration der Spalte auch zu Grunde gegangen sein, und wären dann durch die Reusen des „ersten" rudimentären Kiemenbogens ersetzt worden. Dieses aber erscheint ausgeschlossen, wenn man den mächtigen Kiemenreusenapparat des Hyoids von *Ceratodus* bedenkt. Ich zählte an einem Exemplar 51 Reusen, die den 55 des 1. Kiemenbogens an Grösse überlegen waren. Und diese sollten von denen eines rudimentären Kiemenbogens abstammen? Auch Gefässe wie Nerven liefern einer solchen Annahme keinerlei Stütze [2]). Ueberdies würde das Verhältniss zwischen *Protopterus* und *Ceratodus* gerade umgekehrt. Dass *Ceratodus* in Bezug auf seine Kiemen viel tiefer steht, geht allein schon aus der Zahl der Kiemen hervor. *Ceratodus* hat bekanntlich 10 Halbkiemen, von denen 8 äusserst mächtig sind, *Protopterus* dagegen bloss 6, von welchen nur

Fig. 28a.

Fig. 28b.

Fig. 28c.

Fig. 28a—c. Schemata, die darlegen sollen, dass das supponirte Ausfallen eines 1. Kiemenbogens bei *Ceratodus* nicht möglich war. *H* Hyoid, *I, II, III* 1. 2. 3. Kiemenbogen. Die Bogen sind schräg schraffirt. Die Obliteration einer Kiemenspalte soll durch horizontale Schraffirung der sonst weiss gelassenen Spaltenregion ausgedrückt werden. In allen drei Figuren bedeutet das breitere Rechteck rechts den Hyoidbogen. Die römischen Zahlen unter den Klammern bezeichnen die aufeinanderfolgenden Stadien der Umbildung.

1) Ich möchte nicht unerwähnt lassen, dass ich an den Rr. posttrematici des Vagus nahe den ventralen Enden der Kiemenbogen, namentlich am 2. und 3., stark ausgebildete Ganglien fand. Ein gleiches besitzt auch der Glossopharyngeus (Taf. XXXVII und XXXVIII, Fig. 19), für den schon BEAUREGARD vermuthungsweise ein solches angab. Ausser diesen Ganglien finde ich noch im Verlaufe des R. posttrematicus (auf dem Ceratobranchiale) des Glossopharyngeus und des Vagus bei *Ceratodus* wie bei den Dipneumones sehr eigenartige Bildungen (Taf. XXXVII und XXXVIII, Fig. 19; Taf. XL und XLI, Fig. 44) eingeschaltet, die ich schon im Anatom. Anz., Bd. XXIV, p. 408 kurz beschrieb; auf ihre Wiedergabe bei stärkerer Vergrösserung und Deutung muss ich hier verzichten.

2) Es müsste nach einer solchen Annahme ja die jetzt am Operculum sitzende Kieme die des 1. verschwundenen Bogens, welche mit ihren Nerven und Blutgefässen an den Hyoidbogen gewandert wäre, sein.

4 einigermaassen erhalten blieben; zu diesen 6 Halbkiemen treten dann nur noch die von mir am 1. und 2. Bogen beobachteten Filamentreste.

Es zeigt sich demnach, dass auf vergleichend-anatomischem Wege weder das Skelet noch das Gefäss- und Nervensystem einen Anhaltspunkt für das Bestehen eines Kiemenbogens vor dem ersten der Dipnoer giebt. Gegenüber WIEDERSHEIM 1902 muss darauf hingewiesen werden, dass der von VAN WIJHE postulirte Bogen vor dem Hyoidbogen liegen müsste, worauf schon PINKUS (1894, p. 318) hinwies.

Ich selber stellte keine ontogenetischen Untersuchungen an; nur sei bemerkt, dass bei dem jungen *Protopterus* von 5,5 cm Länge mit 5 schon wohlausgebildeten Kiemenbogen, sowohl der strittige Skelettheil wie die Kiemenreusen noch wenig mächtig waren, während andere rudimentäre Organe, wie ein am Hyoidbogen sitzender Kiemenstrahl (siehe unten p. 71), eine relativ höhere Entwickelung als beim ausgewachsenen zeigten. Immerhin messe ich diesem Befunde keine zu grosse Bedeutung für die Beurtheilung des strittigen Theiles bei; was kleiner war, konnte sich eventuell auch später anlegen. Jedenfalls aber erwächst aus der Ontogenie bisher der Deutung dieses Knorpels als Kiemenbogen keine Stütze. Auch nach SEMON's Normentafeln (1901, p. 21—25) liegt bei *Ceratodus* hinter der Hyoidhöhle die des 1. Kiemenbogens vom ausgewachsenen *Ceratodus*.

Auf diesen Punkt bin ich näher eingegangen, da es sich hier um die allgemeine Frage handelt, ob ein Ausfallen von Visceralbogen aus der Reihe, wie es GÖPPERT's und DRÜNER's [1]) Untersuchungen für Amphibien lehrten, bei Fischen nachweisbar ist. Dieses wurde bekanntlich von VAN WIJHE, DOHRN, BEARD, JAEKEL und den oben erwähnten Autoren, vielleicht auch von WHITE angenommen. Es musste für deren Anschauung eine starke Stütze abgeben, wenn bei den Dipnoern wirklich ein solches Ausfallen nachgewiesen wurde. Für die Dipnoer ist dieser Beweis als bisher nicht erbracht anzusehen [2]), denn ein solches Ausfallen ist nur möglich, wenn zwei Kiemenspalten obliteriren, demnach auch der 2. Kiemenbogen (den „ersten" supponirten mitgerechnet) nach dem Ausfall keine Spalte mehr zwischen sich und dem Hyoid hat. Dem widerspricht aber der thatsächliche Befund bei *Ceratodus*, und auf Grund desselben müssen wir auch die obliterirte Spalte bei *Lepidosiren* als die einzige zwischen dem Hyoid und dem jetzt noch vorhandenen 1. Kiemenbogen verschwundene ansehen; erst wenn auch die Spalte zwischen 1. und 2. Kiemenbogen obliterirt sein wird, kann der 1. Kiemenbogen von *Lepidosiren* verschwinden.

Ich bin weit davon entfernt, die von mir gegebene Erklärung als eine unbedingt gültige anzusehen, glaube jedoch, dass sie zum mindesten nicht unwahrscheinlicher ist als die andere Deutung dieses Knorpels.

Noch eine zweite Frage knüpft sich, worauf schon PINKUS (1894 p. 318) hinwies, an das „Bestehen eines Bogens". Hier könnte nämlich die Anschauung, dass vor dem Glossopharyngeus ein segmentaler Nerv ausgefallen sei, eine Stütze finden, die ihm bisher weder Ontogenie noch vergleichende Anatomie liefern. Der Vergleich mit *Ceratodus* (siehe auch die Verzweigung des Glossopharyngeus Taf. XL und XLI, Fig. 38) nimmt diese Stütze. Auch die Ausnahmestellung, welche *Protopterus* anderen Fischen gegenüber durch das Vorhandensein eines von PINKUS entdeckten, vor dem Opticus entspringenden Nerven einnahm, fällt *Ceratodus* gegenüber weg, denn auch bei ihm konnte ich einen Nerven, der trotz seiner abweichenden Ausbildung dem von PINKUS bei *Protopterus* entdeckten entspricht, nachweisen. Beim Embryo wurde dieser von SEWERTZOFF 1902 aufgefunden.

1) Auch hier handelt es sich nicht um ein Ausfallen eines Kiemenbogens aus einer Reihe gleich differenzirter, denn die Cartilago lateralis laryngis der Urodelen stellt einen äusserst rudimentären Bogen dar, der nur durch die Anpassung an eine neue Funktion erhalten blieb. Sollte es sich bestätigen, dass der Schultergürtel von einem Visceralbogen ableitbar ist, so wären bei den pentanchen Haien zum mindesten 2 Visceralbogen vor ihm ausgefallen.

2) Auch bei Selachiern wies ich (1903, p. 403) darauf hin, dass ein Ausfallen aus der Reihe bei diesen wenig wahrscheinlich und durch nichts gestützt ist.

Es erübrigt noch, auf den von HUXLEY als wahrscheinlichen 6. Kiemenbogen von *Ceratodus* gedeuteten Knorpel einzugehen. Bei keinem von 4 daraufhin untersuchten Exemplaren konnte ich einen solchen, dessen Vorhandensein ja nicht unwahrscheinlich war, nachweisen. Auch der von HUXLEY selber abgebildete Fall (1876 p. 27, Fig. 2) lässt es fast unmöglich scheinen, seine Deutung zu adoptiren, der Knorpel dürfte vielmehr einer der Copulae[1]), die, wie schon VAN WIJHE bemerkt, sehr variiren, zu vergleichen sein. Ueber die phylogenetische Bedeutung des Vorhandenseins von nur 5 Kiemenbogen bei den Dipnoern Ansichten zu äussern, verspare ich auf den Schlussabschnitt.

Der Bau der ziemlich stark rudimentären Kiemenbogen wurde von verschiedenen Autoren beschrieben. Ich habe nichts von Belang hinzuzufügen. VAN WIJHE (1882) fand an den 3 ersten Kiemenbogen Pharyngobranchialia, giebt aber keine Abbildungen. Ich vermisste diese als gesonderte Theile bei den von mir untersuchten Exemplaren. Nur bei einem (Taf. XXXIX, Fig. 29) fand ich am Hinterrande des Epibranchiale des 3. Kiemenbogens einen Knorpel, der seiner Gestalt nach ein Pharyngobranchiale vorstellen könnte, am 2. Bogen war an der gleichen Stelle das Epibranchiale stark caudalwärts ausgezogen. Da das „Pharyngobranchiale" am 3. Bogen nicht seine übliche Lage als Befestigungstheil des Kiemenbogens am Cranium wie bei den Selachiern bewahrt hat, sondern die Verbindung zwischen 3. und 4. Bogen vermittelt, könnte man darin auch einen erst ganz secundär abgegliederten Theil sehen. Für die obige Deutung könnte andererseits ins Feld geführt werden, dass auch bei den Haien oft das Pharyngobranchiale des 4. Bogens die Verbindung mit dem 5. Kiemenbogen vermittelt; dagegen spricht, dass ich bei Embryonen, die SEMON's Stadien 47 und 48 entsprachen, keine Pharyngobranchialia nachweisen konnte. Erwähnen möchte ich noch, dass der Ansatz der Kiemenbogen auf das Relief des Primordialcraniums einen nicht ganz unbedeutenden Einfluss ausübt. An der Ansatzstelle namentlich des 2. Bogens finden sich starke Prominenzen ausgebildet. Verknöcherungen, die am Hyoidbogen, namentlich der Dipneumones, ein recht hohes Maass erreichen, konnte ich an keinem Kiemenbogen nachweisen. Bei *Ctenodus obliquus* bildet FRITSCH (1888, Taf. LXXVIII. Fig. 3 und 4) zwei Knochen ab, die er p. 76 als Kiemenbogen(?) deutet. Es würde hiernach *Ctenodus* äusserst hoch differenzirt sein. Mir erscheint nach Besichtigung der Originale die Deutung dieser Stücke sehr wenig gesichert.

b) Muskulatur der Kiemenbogen des Ceratodus.

Kiemenstrahlen konnte ich ebensowenig wie frühere Forscher nachweisen; dass sie einst vorhanden waren, darf man aus dem Vorhandensein eines rudimentären Muskels bei *Ceratodus* (Taf. XL und XLI, Fig. 39) erschliessen, der dem M. interbranchialis der Selachier zu vergleichen ist und durch die starke Entfaltung der Opercularklappen seine Function einbüsste. Von diesem Muskel hatte JAQUET, dem seine Bedeutung und Genese fremd blieb, angegeben, dass er, ohne an einem Skelettheil Ansatz zu nehmen, frei im Kiemenseptum ende. Ich kann diese Angabe durchaus nicht bestätigen, finde vielmehr bei den 4 vorderen Kiemenbogen das dorsale Ende des Muskels am Cranium befestigt (siehe Taf. XL und XLI, Fig. 39). Das ventrale Ende verjüngt sich zu einer dünnen Sehne, die an einem Fortsatz des ventralen Theiles des nächstvorderen Ceratobranchiale inserirt, in manchen Fällen verstärkt durch Faserzüge des M. ceratobranchialis (Taf. XL und XLI, Fig. 39). Die Zacken des Coracobranchialis ziehen ventral über die Endsehne des Interbranchialis hinweg und inseriren in einer Muskelgrube.

Es ist dieser M. interbranchialis deshalb von Bedeutung, weil er den Beweis dafür liefert, dass wir die Kammkiemen der Dipnoer von den Septalkiemen, wie sie sich noch bei Selachiern

1) Diese Copulae wurden schon von HUXLEY 1876 entdeckt, nicht erst durch MENZBIER, wie SEWERTZOFF (1902, p. 604) angiebt.

finden, abzuleiten haben. Auch bei Ganoiden und Teleostiern wird dies nun hierdurch höchst wahrscheinlich; wenn bei den primitiven Dipnoern an den Kiemenbogen die primären Kiemenstrahlen schon vollkommen verschwanden und nur noch bei ihrem primitivsten Vertreter sich der M. interbranchialis erhielt, konnten bei den höher stehenden Ganoiden und Teleostiern mit ihrem mächtigen Opercularapparat diese septalen Gebilde ganz verloren gehen.

Ein zweiter Muskel, der *Ceratodus* wie den Selachiern zukommt, ist in dem M. levator arcuum branchialium gegeben (Taf. XL und XLI, Fig. 39). Ich finde ihn an den ersten 4 Bogen. Alle 4 nehmen ihren Ursprung am Cranium. Der des 1. Kiemenbogens inserirt am Ceratobranchiale, ganz wenige Bündel auch am Hinterende des Epibranchiale. Der 2. inserirt ungefähr zu gleichen Theilen am Ceratobranchiale und am Hinterrande des Epibranchiale des 2. Kiemenbogens. Am 3. und 4. Bogen sind die Ansätze am Ceratobranchiale auf ein Minimum reducirt, die Insertion findet fast ausschliesslich am Hinterrande des Epibranchiale statt. Bei den 3 [1]) hinteren konnte ich eine Innervation durch dorsal verlaufende Zweige des Vagus nachweisen, die mit den Nervi branchiales gemeinsam austreten, oft aufs engste mit ihnen verbunden. Bei *Ceratodus* ist sehr schwer eine Trennung der Kiemenbogen in Epi- und Ceratobranchialia nachzuweisen, und bei den Dipneumones fehlt sie. Dass wir darin nicht, wie GEGENBAUR (1898, p. 43) meinte, ein ganz primitives Verhalten vor uns haben, wo eine Gliederung erst eingeleitet wird, lehren die Verhältnisse beim Embryo, wo ich Taf. XL und XLI, Fig. 43a unter spitzem Winkel auf einander treffende getrennte Skeletelemente antraf.

c) Bemerkungen über Kiemenbogen und Radien der Selachier und Pleuracanthiden.

Hinsichtlich der Zahl der Kiemenbogen bin ich der Ansicht, dass den Dipnoern ebenso wie den Selachiern ursprünglich eine die Fünfzahl übersteigende zukam. Die Annahme von REIS (1897, p. 88), dass die Sechs- und Siebenzahl der Kiemenbogen bei den Notidaniden und *Chlamydoselachus* als ein Atavismus zu beurtheilen sei, wodurch wir dann die geringere Anzahl bei den älteren Cestraciontiden und Hybodontiden besser verstehen könnten, steht in der Luft. Ueberhaupt stehe ich den Ausführungen von O. REIS über das Visceralskelet in sehr vielen Punkten skeptisch gegenüber.

Wie später zu zeigen sein wird, bestehen mancherlei Aehnlichkeiten zwischen Dipnoern und Pleuracanthiden; ein solcher Vergleichspunkt, der gegenüber den Selachiern s. str. mit den Pleuracanthiden gegeben scheint, ist die schon starke Ausbildung von deren Hyoidseptum (KOKEN, JAEKEL), verglichen mit dem der Kiemenbogen. Es ist sehr zu bedauern, dass wir über die näheren Verhältnisse der Hyoid- und Kiemenradien bei den Pleuracanthiden nicht genauer unterrichtet sind. REIS giebt an, dass JAEKEL die Vorherrschaft des Hyoidseptums über die der Kiemenbogen übertrieben darstelle. Aus seinen näheren Ausführungen kann ich mir aber kein klares Bild machen. P. 81 bemerkt er, sie hätten nur eine sehr geringe Zahl von Kiemenradien, etwa ebenso viele wie *Scymnus* (dem nach GEGENBAUR 3—5 zukommen), kurz darauf giebt er an, sonst seien stets bedeutend mehr Kiemenradien vorhanden als bei *Chlamydoselachus*. Dieser Satz ist mir unverständlich, denn gerade *Chlamydoselachus* (vergl. K. FÜRBRINGER, 1903, p. 418) übertrifft alle anderen Haie durch die Zahl seiner Kiemenradien. Nur in der Radienzahl der Hyoidbogen wird *Chlamydoselachus* von verschiedenen Selachiern überholt. GEGENBAUR hatte bekanntlich angenommen, dass die kamm- und baumartigen Radienplatten des Hyoidbogens durch Sprossung entständen. Dem gegenüber wies ich (1903, p. 419—425) bei Selachiern und Holocephalen auf dem Wege der Vergleichung ihre

1) Auch der levator arcuum des 2. Bogens dürfte durch einen Vagusast innervirt werden, leider versäumte ich das festzustellen.

Entstehung durch Concrescenz nach. Bei den Holocephalen kam SCHAUINSLAND 1903 durch die Ontogenese zur gleichen Anschauung, und die eingehenden ontogenetischen Untersuchungen von H. BRAUS (1904, p. 418—426) ergaben eine Bestätigung für beide Ordnungen. Es lässt sich sonach bei Berücksichtigung dieser Concrescenz aus den von GEGENBAUR für die Notidaniden gegebenen Abbildungen (1872, Taf. XV, Fig. 1 u. 2) für beide eine Zahl von 40—50 Radien herauslesen. Nach meinen Untersuchungen (1903, Taf. XVIII, Fig. 27, 34, 35) sind bei *Cestracion* noch über 40, bei *Odontaspis* sogar noch über 50 Radien nachweisbar, bei *Spinax* sitzen allein am Hyomandibulare 13. Die Zahl bei *Odontaspis*, bisher die höchste, wird noch übertroffen durch die beim Embryo von *Heptanchus*; bei ihm wies 1904, p. 419 BRAUS 56 Radien nach. Es sind diese hohen Radienzahlen deshalb interessant, weil man gegenüber GEGENBAUR's Extremitätenhypothese erklärte, nie kämen einem Kiemenbogen so viele Radien zu, als sich in der freien Flosse befänden. Nun, das Maximum der Radien, das RABL in den paarigen Flossen der Haie und Holocephalen nachwies, beträgt bei *Heptanchus* 27, bei *Chimaera* 28.

IX. Der Opercularapparat und der Hyoidbogen.

a) Die Opercularia.

Die im vorigen Abschnitt aufgestellte Behauptung, dass einst den Kiemenbogen der Dipnoer Kiemenstrahlen zukamen, wird unterstützt durch die Thatsache, dass am Hyoidbogen wirklich noch solche vorkommen.

Zuerst wurden diese Knorpel von HUXLEY (1876, p. 36) bei *Ceratodus* aufgefunden, abgebildet und als Kiemenstrahlenrudimente beschrieben. Für *Lepidosiren* kann ich ihr Vorkommen, das bisher nur von BRIDGE erwähnt wird, bestätigen. Bei *Protopterus* schienen diese Knorpel zu fehlen; selbst WIEDERSHEIM bildet keine ab und erwähnt sie nicht. Dieses vermeintliche Fehlen veranlasste RUGE 1897 in seiner Arbeit über den Facialis der Wirbelthiere (p. 275—277) zu einer Revision der bisherigen Homologisirung der opercularen Skelettheile. Bisher war eine solche Homologisirung ohne Berücksichtigung der Muskulatur vorgenommen worden. RUGE wies nun darauf hin, dass bei *Ceratodus* die Opercularia auf dem Musculus constrictor dorsalis 2 liegen, dagegen bei *Protopterus* unter diesen nur noch mit einem Längskamm an die Oberfläche tretend. Ein ganz ähnliches Verhalten finde ich bei *Lepidosiren*, wo auch die Opercularia zum grössten Theil unter dem Constrictor liegen. RUGE sieht nun in der verschiedenen Lage der Knochentheile des *Ceratodus* einen schweren Einwand, sie mit denen des *Protopterus* zu vergleichen, und findet in dem Umstand, dass die Knorpelradien des ersteren eine gleiche Lage wie die Knochen von *Protopterus* einnehmen und sich an beiderlei Elemente caudal eine Sehnenplatte anschliesst, einen Grund für die folgende Homologisirung (p. 276): „Diese Uebereinstimmung dürfte wohl eine Stütze für die Ansicht abgeben, im Suboperculum von *Protopterus* den verknöcherten Radiencomplex von *Ceratodus* anzunehmen. Dann müsste aber das knöcherne Suboperculum von *Ceratodus* als neu hinzugekommener Deckknochen betrachtet werden, welcher den Muskel zur localen Reduction veranlasste, indem er ihm neue Anheftungspunkte gewährte.“ Diese Auffassung musste als eine mögliche erscheinen, solange noch keine Knorpel unter den Opercularia des *Protopterus* gefunden waren, und es war sehr begreiflich, wenn RUGE (p. 276) zu dem Schlusse kam: „Es bleibt, wie mir scheint, gerechtfertigt, die strenge gegenseitige Homologie der gleich benannten Opercularstücke bei den Dipnoern anzuzweifeln.“

Diese Anschauungen RUGE's müssen jedoch durch den Nachweis von Knorpeln unter den Opercularknochen von *Protopterus* eine Aenderung erfahren. RUGE giebt in einem Citat aus VAN WIJHE (1882, p. 105)

an, dass bei *Protopterus* in der Gelenkpfanne des Operculum ein Knorpel vorkomme Es liegt jedoch hier eine Verwechslung vor, denn VAN WIJHE beobachtete einen solchen Knorpel bei *Polypterus*. Ich fand nun bei *Protopterus* Knorpel nicht etwa wie bei *Polypterus* im Operculum, sondern genau wie bei *Ceratodus* unter diesem Knochen. Ich bildete sie Taf. XL und XLI, Fig. 40 ab. Schon BRIDGE [1]) (1898, p. 360) hat auf das Bestehen solcher Knorpel hingewiesen, jedoch keine Abbildung gegeben und unter dem „Interopercular" nur eine einzige Knorpelplatte angegeben, während ich bei 3 untersuchten Exemplaren dort mehrere Knorpelstücke fand (siehe Taf. XL und XLI, Fig. 40). Diese kleineren Knorpelstücke liegen in der erwähnten Sehnenplatte eingebettet, die wohl zum Theil als Zeugniss einer ehemaligen grösseren Ausdehnung der Radien gilt. Durch diesen Befund wird die verfochtene Homologisirung der Knorpeltheile des *Ceratodus* mit den Knochen des *Protopterus* unmöglich. Vielmehr muss hier Knochen den Knochen, Knorpel den Knorpeln entsprechen.

Was aber haben wir für die primitive Lage der Knochen anzusehen: die oberflächliche bei *Ceratodus* oder die tiefe der Dipneumones? RUGE hat sich für letztere Alternative entschieden (p. 275): „Die submusculäre Lage des knöchernen Skelettheiles bei *Protopterus*, sowie diejenige der knorpeligen Radienplatten bei *Ceratodus* fallen mit einem primitiven Verhalten fraglos zusammen." Nachdem aber die Homologie der Knochen bei allen Dipnoern gesichert ist, wird man nicht umhin können, die tiefen Knochen der Dipneumones von einem wie bei *Ceratodus* oberflächlich gelegenen Deckknochen abzuleiten. Es findet sich demnach bei *Ceratodus* nicht etwa eine Neotenie, sondern wirklich primitive Zustände sind hier vorhanden. Das Versinken des Knochens unter den ursprünglich continuirlichen Muskel erklärt sich aber auf eine einfache Weise. Der zuerst als Deckknochen auftretende Opercularknochen von *Ceratodus* brachte, wie das schon RUGE (s. oben) anführt, den Muskel zur localen Reduction, womit Hand in Hand ein Ueberwandern auf den Knochen geht. Ich fand bei *Ceratodus* in der That, dass einige Fasern des M. cranioopercularis sich am knöchernen Operculum (in dessen caudalstem Theil) selbst befestigen. Das Gleiche fand schon RUGE für den M. interopercularis. Nachdem einmal die Insertion am Knochen gewonnen war, mussten die am Knorpel ansetzenden Bündel, welche in ihrer Functionirung den anderen unterlegen waren, auf Kosten der anderen abnehmen. Und zwar konnten die Muskelbündel, wie das physiologisch leicht verständlich ist, einen viel präciseren Schluss der Opercularplatte ausführen, wenn sie den Knochen überlagerten, wie sie anfangs den Knorpel überdeckten. Es mussten die Muskelbündel auf der Oberfläche des Knochens ansetzen; so wurde der Zustand bei den Dipneumones erreicht. Ob in der phylogenetischen Entwickelung der Dipneumones noch ein Stadium folgen würde, wo der Muskel nun wieder ganz ununterbrochen über die Knochen wegzöge, wie er anfangs wohl über die Knorpel zog [2]), ist mir fraglich. Es zeigt die Ausbildung eines Kammes auf der Knochenplatte (Taf. XL und XLI, Fig. 40), deren Entstehung man wohl aus ähnlichen Bedingungen wie die Carina des Vogel- und Chiropterensternums zu erklären hat [3]) [die superficiellen Opercularknochen von *Ceratodus* zeigen ja noch keine], wie wichtig [4]) dieser Ansatz am Knochen ist [5]).

1) MIALL (Pl. I A, Fig. 1) giebt unter dem Operculum keinen Knorpel an, unter dem „Interopercular" nur eine einheitliche Platte.

2) Bei den Selachiern wenigstens liegen allgemein im Kiemendiaphragma die Kiemenstrahlen caudal, und der Constrictor zieht oral über sie hinweg.

3) Nicht ganz auszuschliessen wäre die Bildung dieser Crista auf eine Weise, wie sie auf p. 9 als für die des Frontoparietale mögliche angegeben wurde. Hier wie dort würde dadurch im Prinzip nichts geändert.

4) Auf die nähere physiologische Bedeutung dieser Einschaltung von Skelettheilen in den Muskelverlauf einzugehen, dürfte zu weit führen. Während vorher wohl nur eine allgemeine Konstriktion möglich war, konnten nun die durch Skelettheile getrennten Muskeln gesondert wirken. Nicht ungünstig ist dieser Annahme, dass ich bei *Ceratodus* getrennte Fascialisäste zu diesen Muskeln beobachtete (Taf. XL und XLI, Fig 42).

5) Das Schicksal der Opercularia der Dipneumones könnte eventuell auch in einer sehr starken Degeneration derselben bestehen. Wenn man die Weite der Opercularspalte des *Ceratodus* mit der des *Lepidosiren* vergleicht, so sieht man, eine wie starke Rückbildung die des letzteren erfahren hat; sie ist nicht weit vom vollständigen Schluss entfernt. Bei *Protopterus* ist die Verengerung nicht ganz so weit vorgeschritten.

Nachdem jetzt, wie mir scheint, über die Homologie der Opercularknochen innerhalb der Dipnoer kein Zweifel besteht, gilt es, sie mit denen anderer Fischklassen zu vergleichen. Verschiedene Homologisirungen wurden versucht. Da jedoch die Deutungen als Symplecticum und Praeoperculum jeglicher Begründung entbehren, ergiebt sich in der Deutung des oberen Knochens als Operculum eine grosse Uebereinstimmung. Nur GEGENBAUR (1898 p. 361) hat sich gegen diese Benennung gewendet, hervorgehoben, dass wir nirgends ein Operculum am Quadratum ansetzend finden, und die Möglichkeit der Entwickelung dieses Knochens bei den Dipnoern auf einem rudimentären Spritzlochradius betont.

Es handelt sich bei dieser Frage darum: wie definirt man Operculum und Interoperculum? Nach den Arbeiten HUXLEY's, VAN WIJHE's, RUGE's, GEGENBAUR's u. A. kommt man zu folgender Definition: Operculum und Interoperculum sind auf Knorpelradien des Hyoidbogens sich auflegende Belegknochen.

Mit dieser Definition aber stimmen die Verhältnisse bei den Dipnoern durchaus überein. In allen Fällen beobachtete ich, dass die den Opercularia unterliegenden Knorpel oralwärts nur bis zum Hinterrand des Hyoids sich erstreckten, dessen Curvatur sie sich mit ihrer meist angeschwollenen Basis vollkommen anschlossen (Taf. XL und XLI, Fig. 40—42). Dieses Verhalten findet sich sowohl beim dorsalen wie beim ventralen Knorpelcomplex; nur ist der dorsale bei den Dipneumones stark rudimentär und erreicht nicht mehr mit seinem oralen Rande das Hyoid. Bei *Ceratodus* aber ist das der Fall. Hier konnte ich an einem Exemplar auch eine Verwachsung mit dem ventralen Knorpel feststellen. Aus allen diesen Thatsachen ergiebt sich kein der Deutung des oberen Knorpels als Spritzlochstrahlrudiment günstiges Moment.

Ich möchte hier gleich bemerken, dass der von HUXLEY bei *Ceratodus* als Hyomandibulare gedeutete Knorpel genau in der gleichen Weise vom oberen Knochen bedeckt wird (vergl. Taf. XL und XLI, Fig. 41) wie die anderen Strahlenrudimente, denen er sich aufs engste anschliesst. Der einzige Unterschied von diesen wäre darin zu sehen, dass er in den meisten Fällen am Cranium selbst ansitzt [1]). Ich werde weiter unten noch des Näheren auf ihn eingehen. Es handelt sich jetzt darum, ob dem von den Opercularien anderer Fische abweichenden Ansatz des oberen Knochens am Quadratum wirklich eine fundamentale Bedeutung zukommt. GEGENBAUR gründet die von ihm angedeutete Möglichkeit einer Homologisirung des unteren opercularen Knochens mit dem Operculum anderer Fische auf den Ansatz am Hyoid. Nun lässt sich aber zeigen, dass dieser Ansatz keineswegs der ausschliessliche ist. Schon HUXLEY 1876, dessen Angaben ich vollkommen bestätigen kann, wies darauf hin, dass das Interoperculum namentlich am Kieferbogen seinen Ansatz nehme. Ebenso finde ich bei *Protopterus* eine starke Sehne eine Verbindung mit dem Articulare herstellen. Auch bei *Lepidosiren* ist der Ansatz am Hyoid durchaus nicht der dominirende. Vielmehr kommen hier noch starke Ligamente zum „Quadratum" und Unterkiefer in Betracht, auf die auch von BRIDGE schon hingewiesen wurde. Wenn wir demnach diesen von GEGENBAUR als Operculum angesehenen Knochen in so wechselvollen Beziehungen zu anderen Skelettheilen finden — bei *Ceratodus* (Taf. XL und XLI, Fig. 42) tritt er in allen Fällen oral über das Hyoid hinaus —, so wird man auch bei dem oberen im Ansatz am Quadratum kein Hinderniss gegen eine Vergleichung mit einem opercularen Skelettheil sehen dürfen. Ich möchte jedoch ausdrücklich bemerken, dass ich hiermit nicht etwa eine Vergleichung mit den einzelnen Opercularstücken der Ganoiden oder Teleostier befürworten will. Eine directe Vergleichung mit deren Operculum und Suboperculum resp. Interoperculum halte ich nicht für zulässig. Ein Fall bei *Ceratodus* (Taf. XXXVII und XXXVIII, Fig. 12), wo ich oberen und unteren Knochen durch einen einzigen ersetzt fand, mahnt zur

1) Die Möglichkeit, dass dieser Knorpel des Ausgewachsenen etwa wie die Knorpel *Orx* und *x* von RUGE (1897, Fig. 18) abgesprengte Theile des Craniums vorstellten, ist nicht ganz auszuschliessen; doch macht ein Blick auf meine Taf. XL und XLI, Fig. 41 es wenig wahrscheinlich.

Vorsicht. Die Opercularia der Dipnoer dürften unabhängig von anderen Fischklassen erworben sein. Ich möchte daher den von BISCHOFF zuerst angewendeten allgemeinen Namen, der von HYRTL, PETERS und WIEDERSHEIM angenommen wurde, den specielleren Homologisirungen späterer Forscher vorziehen. In Operculum superius und inferius würde man zwei nichts präjudicirende Namen haben. Auch *Ctenodus obliquus* kam mindestens ein wohlausgebildeter Opercularknochen zu. Im Anschluss an den Opercularapparat der Dipnoer untersuchte ich den der Ganoiden und Crossopterygier auf unterliegende Knorpel hin. Bei den Knorpelganoiden *Acipenser* und *Spatularia* konnte ich nur das Fehlen constatiren. Desgleichen bei *Amia*, von der überdies ALLIS (1897, p. 659) angiebt, dass er nicht einmal bei den jüngsten Stadien Knorpel in der Gelenkfacette nachweisen konnte. Anders steht es bei *Lepidosteus* und *Polypterus*. Bei letzterem haben, seitdem VAN WIJHE 1882 das Vorhandensein von Knorpel angab, aber nicht abbildete, die späteren Untersucher meines Wissens diesen nicht wieder nachweisen können. Ich fand ihn bei 4 untersuchten Exemplaren (Taf. XXXVII u. XXXVIII, Fig. 20), wie man sieht, nur in der Gelenkfacette. Es erscheint gewagt, diesen kleinen Knorpelrest für das Rudiment der Hyoidradien anzusehen. Eine Stütze dafür könnte man darin finden, dass ich bei *Lepidosteus* in der Gelenkfacette einen sehr dünnen Knorpelüberzug nachwies (Taf. XXXVII u. XXXVIII, Fig. 21). Ein anderer Befund bei diesem Ganoiden aber lässt auch eine andere Entstehung dieses Knorpels als möglich erscheinen. Ich finde nämlich, dass ventral von der Gelenkstelle des Operculum das Hyomandibulare einen Knorpelfortsatz unter das Suboperculum sendet, der eng mit diesem verbunden ist. Dieser scheint bei dem Exemplar VAN WIJHE's (1882, p. 65) selbständig zu sein. Da bei so beweglichen Gebilden wie denen des Kiemendeckels eine Concrescenz wenig wahrscheinlich ist, dürfte man in der Trennung etwas Secundäres sehen; dann wäre es aber nicht unmöglich, dass analog auch der Knorpel der Gelenkfacette des Operculum von *Lepidosteus* und *Polypterus* secundär vom Hyomandibulare herstammt, somit die einst gewiss vorhandenen Kiemenstrahlen auch hier nicht mehr nachweisbar wären.

b) Das Hyomandibulare.

Bekanntlich hat HUXLEY 1876 drei Arten der Aufhängung des Kieferbogens unterschieden, die Autostylie, eine Fixirung des Bogens nur durch das Palatoquadratum selbst, die Amphistylie, bei der sich der Hyoidbogen in geringem Maasse, und die Hyostylie, wo er sich in hohem Grade bis ausschließlich an der Aufhängung betheiligt.

Unter den Fischen findet sich eine reine Autostylie nur bei den Chimäriden, fernerhin bei den Dipnoern. Ob auf die bei den Cyclostomen bestehenden Verhältnisse dieser Name anwendbar ist, erscheint zweifelhaft.

Die Autostylie der Chimäriden wird jetzt wohl von Niemand mehr bestritten, anders steht es mit der der Dipnoer. Als schlagendsten Beweis, dass in den Quadratknorpel kein Hyomandibulare einbezogen sei, führte HUXLEY 1876 das Bestehen eines gesonderten Hyomandibulare bei *Ceratodus* an; die Deutung des Knorpelstückes *Hm* seiner Fig. 6 als Hyomandibulare wurde in der Folge viel umstritten.

Der Ansatz des Operculum superius am Quadratum könnte den Gedanken nahe legen, dass in diesem Quadratknorpel der Dipnoer auch ein Hyomandibulare enthalten sei. Ich glaube, dass einer solchen Annahme nach dem oben Gesagten der Boden fehlt. Die Deutung des Knorpels *Hm* HUXLEY's als Hyomandibulare hält BRÜHL (1880, Taf. p. LXI) für unmotivirt und schlägt den Namen Stylohyale vor, wofür er freilich keine Begründung giebt. VAN WIJHE (1882, p. 91) sagt in einer Anmerkung zu einer Stelle, wo er HUXLEY's Deutung recapitulirt, es scheine nicht unmöglich, dass dieser Knorpel ein Interhyale repräsentire. Ich kann dieser sehr vorsichtig geäusserten Ansicht VAN WIJHE's nicht beistimmen. Von einem Interhyale

müsste man eine orale, zum mindesten oro-dorsale Lage zum Hyoid erwarten. Ganz das Gegentheil ist der Fall. In den von mir untersuchten Fällen[1]) liegt der fragliche Knorpel niemals oral (vergl. Taf. XL u. XLI, Fig. 41, 42).

Ein anderer Angriff auf HUXLEY's Deutung wurde durch POLLARD (1895, p. 21) gemacht. Wenn ich auch im Allgemeinen den Anschauungen, die POLLARD in diesem Aufsatz „The suspension of the jaws in Fish" ausspricht, keineswegs beistimmen kann, so muss ich doch die Deutung des Hyomandibulare HUXLEY's als Kiemenstrahlenrudimente, die sich auch mir sofort bei der Untersuchung dieser Verhältnisse aufgedrängt hatte, als eine mögliche anerkennen. Freilich ist die aus HUXLEY genommene Fig. 4, an deren Genauigkeit ich zweifle, keineswegs geeignet, eine Stütze für die Anschauungen POLLARD's zu liefern, da hier der fragliche Knorpel unter dem von POLLARD als Hyomandibulare bezeichneten Knorpel liegt, während doch die anderen Kiemenstrahlenrudimente nur unter dem Knochen selbst liegen. Meine Taf. XL u. XLI, Fig. 42 zeigt den Knorpel genau in dem gleichen Verhalten, wie die Kiemenstrahlen. Ich fand bei 3 untersuchten Exemplaren übereinstimmend eine solche Lagerung. Einen besseren Beweis für die Kiemenstrahlennatur dieses „Hyomandibulare" könnte man noch darin sehen, dass ich an der Stelle, wo dieser sonst einheitliche Knorpel liegt, in zwei Fällen 2 Knorpel antraf, die sich (Taf. XL u. XLI, Fig. 42) wie Kiemenstrahlenrudimente verhalten. Eine Gliederung des Hyomandibulare würde meines Wissens einen Ausnahmefall vorstellen.

Auch in unseren Lehrbüchern der vergleichenden Anatomie, in denen GEGENBAUR's und WIEDERSHEIM's, scheint die Deutung HUXLEY's nicht angenommen zu sein; wenigstens wird nichts von einem Hyomandibulare erwähnt.

COPE (1884, p. 579) benutzt das angebliche Fehlen des Hyomandibulare bei den Dipnoern in weitgehendem Maasse zu seiner Systematik der Fische.

Wenn auch ich die Deutung HUXLEY's nicht ohne weiteres adoptiren kann, so möchte ich doch bemerken, dass ich hiermit die Autostylie des Kieferapparates der Dipnoer keineswegs verwerfe. Ich halte HUXLEY's Deutung für sehr wohl möglich, vermisse nur eine genügende Begründung.

Gerade ein Befund, bei einem jungen *Ceratodus*, der ungefähr SEMON's Stadium 48 (18 mm) entspricht, scheint mir diese Autostylie, deren Annahme bei den Dipnoern lange nicht so gut fundirt wie die des Holocephalenschädels war, zur Gewissheit zu erheben. Auf Taf. XL u. XLI, Fig. 43a finde ich oberhalb und oral vom Kiemenskelet einen isolirten Knorpel (*Hm*). Verfolgt man diesen durch eine Reihe von Schnitten, so kommt man schliesslich zu einem Punkte wo dieser Knorpel sich am Cranium ansetzt, und zwar am vorderen Theile der Gehörkapsel (Taf. XL u. XLI, Fig. 43b). In diesem Knorpel kann ich, seiner Lage nach, nur ein Rudiment eines Hyomandibulare sehen; da jedoch die Verbindung mit dem Cranium schon hier eine sehr enge ist und auch die Lage nicht genau mit der des von HUXLEY als Hyomandibulare gedeuteten übereinstimmt, bin ich nicht sicher, ob die Knorpelanlage dem Knorpel HUXLEY's homolog ist, und möchte ich es für möglich halten, dass der Knorpel der Larve, den ich bei einem noch jüngeren Stadium noch vollkommen getrennt vom Cranium fand, mit dem Cranium verschmilzt. Es würde dadurch freilich dem Quadratum kein Knorpel zugeführt, vielmehr analog den Amphibien einem caudaleren Theil, dem der Gehörregion; so dass es keineswegs gerechtfertigt ist, wie POLLARD (p. 21, Fig. 4) diesen ganzen Knorpelcomplex der Quadratregion als Hyomandibulare zu bezeichnen.

Wie ich nach Abschluss meiner Untersuchung fand, hat SEWERTZOFF (1902, p. 603 und Textfig. II B) auf einen Knorpel hingewiesen, von dem er sagt, dass er sehr wahrscheinlich ein rudimentäres Hyomandi-

1) In einem Falle beobachtete ich in dem Ligament, dass der Hyoid- und Quadrattheil des Schädels einen Knorpelkern verbindet, den man, wenn ihm nicht eine höhere Dignität zukommt, als ein Analogon eines Interhyale deuten könnte. Caudal an diesen schliesst sich erst das „Interhyale" VAN WIJHE's (vergl. auch RIDEWOOD).

bulare vorstelle. Ich bin überzeugt, dass dieser Knorpel dem von mir abgebildeten entspricht, obwohl der meinige nicht, wie SEWERTZOFF es angiebt, das Hyoid mit der Ohrkapsel verbindet, vielmehr ziemlich weit vom Hyoid getrennt ist, welches sich an dem schon von SEWERTZOFF beschriebenen Fortsatz Fig. II B *x* befestigt. Von einer directen Homologisirung dieses Hyomandibulare mit dem HUXLEY's, wie sie SEWERTZOFF ausführt, muss ich fürs erste aus den oben erwähnten Gründen absehen.

Wenn ich somit die Deutung HUXLEY's beanstandete, so möchte ich damit keineswegs behauptet haben, dass sie unrichtig sei; es kam mir nur darauf an, hinzuweisen, auf wie ungenügenden Argumenten bisher die Behauptungen der Autostylie des Dipnoerschädels beruhte. Ob der von SEWERTZOFF und mir beim jungen *Ceratodus* aufgefundene Knorpel etwa doch mit dem „Hyomandibulare" HUXLEY's in Beziehung zu bringen ist, an dem HUXLEY p. 34 sogar ein Symplecticum zu unterscheiden glaubte, darüber können erst ältere Stadien als 48 die Entscheidung fällen. Und man wird erst aus der Homologisirung des HUXLEY-schen Knorpels, der von einem Kiemenstrahl nicht zu unterscheiden ist, mit dem Knorpel am Embryo, bei welchem eine solche Täuschung ausgeschlossen ist, die Deutung des ersteren als Hyomandibulare begründen dürfen. Vorerst ist POLLARD's Einwand betreffend HUXLEY's Knorpel nicht völlig zurückweisbar.

Aus dem Verlauf des Nervus facialis ist weder für, wie HUXLEY p. 35 glaubte, noch wider die Deutung dieses Skelettheiles als Hyomandibulare eine Stütze zu nehmen. Der Nerv kann sowohl vor einem Kiemenstrahl, wie vor einem rudimentären Hyomandibulare selber verlaufen (Taf. XL u. XLI, Fig. 42, 43a).

Ausser den erwähnten Kiemenstrahlenrudimenten am oberen Theil des Hyoids fand ich bei allen von mir untersuchten Exemplaren auch in der Mitte der Länge dieses Knochens einen rudimentären Kiemenstrahl, der vom Knorpel durch die Knochenscheide ausgeschlossen ist (Taf. XXXVII u. XXXVIII, Fig. 19, XL u. XLI, 41). Dieser Befund sei deshalb erwähnt, weil dadurch die Deutung von Knorpeln, die, wie ich BRIDGE's Angabe bestätigen kann, am Vorderende des Hyoids von *Lepidosiren* (vergl. BRIDGE, Taf. XXVIII, Fig. 1) und *Protopterus* vorkommen, gesichert wird. BRIDGE 1898 konnte von diesem „curious patch of cartilage" bei den Dipneumones (p. 343) nur sagen: „as to the significance of this cartilage I can express no opinion beyond suggesting the possibility that it may be the remnant of a cartilaginous hyoidean ray". Die Schwierigkeit, die der Deutung in der äusserst oralen Lage begegnete, wird dadurch gehoben, dass nun auf halber Strecke auch ein Strahlenrudiment bei *Ceratodus*, das den bisherigen Forschern und sogar RIDEWOOD in seiner genauen Beschreibung des Hyoidbogens entging, nachgewiesen wurde. Die rudimentäre Natur dieses Knorpelgebildes der Dipnoer erhellt auch daraus, dass ich es bei dem jungen *Protopterus*[1]) von 5,5 cm relativ grösser als beim Erwachsenen fand. Im Uebrigen habe ich der Beschreibung des Hyoidbogens nichts von Belang hinzuzufügen; bei dem Stadium 48 (18 mm) finde ich schon die Gliederung, wie beim Erwachsenen, in Ceratohyale, Copulare und Copula. Auf SEWERTZOFF's Fig. 2 A, p. 597, die das wiedergeben soll, müssen wohl die Bezeichnungen *BsH* und *HpH* vertauscht werden. Ueber die Ausbildung des Ceratohyale geben FRITSCH's Taf. LXXI, Fig. 5, und Taf. LXXVII, Fig. 9 bei fossilen Formen Auskunft. Der Knochen Fig. 9, der nur mit einem ? als proximales Ende eines Ceratohyale gedeutet wurde, entspricht diesem in der That einigermaassen; im Einklang mit der übrigen Ausbildung des *Ctenodus*, wäre dann auch hier die Verknöcherung schon weiter vorgeschritten als bei *Ceratodus*, denn bei letzterem (Taf. XXXVII u. XXXVIII, Fig. 19, XL u. XLI 41, 42) tritt der Knorpel noch auf einer bedeutenden Strecke zu Tage. Nicht verschweigen darf ich allerdings, dass es mir schwer fällt, in FRITSCH's Fig. 9, Taf. LXXVIII, ein Zungenbein zu sehen.

---

1) Wenn BRIDGE (p. 360) angiebt, PETERS 1845 habe Taf. II, Fig. 2 diesen Knorpel abgebildet, so scheint dies auf einem Irrthum beruhen.

X. Phylogenetische Erörterungen.

Die Frage der Ascendenz und Descendenz der Dipnoer ist von einer grossen Anzahl Forscher erörtert worden; ich nenne hier nur Günther, Huxley, Haeckel, Dollo, Bridge und Semon. Nur von wenigen wurde jedoch auf die Stellung der Dipneumones zu *Ceratodus* näher eingegangen. Dieser Frage werde ich mich zunächst zuwenden. Dann werde ich die Beziehungen der recenten zu den fossilen Dipnoern behandeln und schliesslich noch ganz kurz die Stellung zu Pleuracanthiden, Plagiostomen, Holocephalen, Crossopterygiern und Amphibien, soweit das Kopfskelet in Betracht kommt, erörtern.

a) Verhältniss von Ceratodus zu den Dipneumones.

Die Lehre, dass das Cranium des *Ceratodus* ein primitiveres als das der Dipneumones sei, gründete sich bisher namentlich darauf, dass bei ihm das Knorpelcranium in viel höherem Maasse erhalten bleibt, als bei den letzteren.

Im umgekehrten Sinne jedoch schien die Anwesenheit von 6 Kiemenbogen bei *Protopterus*, nach Ruge das Verhalten des Opercularskelets, das Vorkommen einer „endochondralen Ossification" (Occipitale laterale) bei *Ceratodus*, eine weitgehendere Verknöcherung der Fascie des dorsalen Rumpfmuskels bei *Ceratodus* („Scleroparietale"), das Fehlen eines Kiemenstrahlenrudiments am oralen Theil des Hyoids, das Vorkommen eines „Dentary" (Submandibulare) bei *Ceratodus*, ebenso wie das Vorhandensein eines Postorbital- und mehrerer Suborbitalknochen und anderes mehr zu sprechen.

Diese Punkte, ebenso wie der Umstand, dass ein so mächtiger Knochen, wie das Frontoparietale, *Ceratodus* ganz fehlen sollte, mussten auch auf die Schätzung der Nähe der Verwandtschaft von *Ceratodus* und den Dipneumones einen nicht unwesentlichen Einfluss üben.

Ich suchte nun in dem Verlauf dieser Abhandlung den Beweis zu erbringen, dass die eben aufgezählten Einwände gegen eine nahe Verwandtschaft der Dipneumones und des *Ceratodus* nicht bestehen. Die Lehre von dem Vorhandensein von 6 Kiemenbogen bei *Protopterus* wurde p. 59—63 zurückgewiesen und der sog. 1. Kiemenbogen bei *Protopterus* als secundäre Bildung erklärt. Die einzelnen Bogen des *Ceratodus* ergeben sich in ihrer den Dipneumones fehlenden Gliederung und dem reichen Kiemenbesatz sofort als das primitivere. Auf die Homologie des Opercularskelets wurde p. 66—69 hingewiesen und das des *Ceratodus* für primitiver befunden, die Annahme der endochondralen Verknöcherung des Occipitale laterale bei *Ceratodus* p. 22—23 widerlegt und eine Ableitung der gleichen Knochen der Dipneumones von ihm gegeben. P. 5—9 wurde das „Scleroparietale" des *Ceratodus* mit dem Frontoparietale homologisirt und in der Lage desselben bei *Ceratodus* noch etwas Ursprüngliches erkannt. Ein Kiemenstrahlrudiment wies ich p. 71 nach. Das Vorkommen der den Dipneumones fehlenden Post- und Suborbitalknochen und des Submandibulare wurde durch die tiefe Lagerung des Sinneskanals erklärt.

Es fallen somit alle diese Bedenken gegen die Annahme einer engen Verwandtschaft[1]) hinweg, und die primitivere Verhalten von *Ceratodus* erhält auch in den Verhältnissen der Knochen eine Stütze. Hier sei nur noch an das Vorkommen eines Hyomandibulare bei *Ceratodus* erinnert und erwähnt, dass sich auch in der Lage der Kopfrippe (vergl. p. 31) bei *Ceratodus* Ursprüngliches erhalten hat. Auch in den Beziehungen der Nerven giebt sich die enge Verwandtschaft auf das klarste zu erkennen, und auch hier sind in Einzelheiten bei *Ceratodus* ursprünglichere Verhältnisse bewahrt. Die Branchialnerven sind besser

1) Der Nachweis dieser engen Uebereinstimmung des Skelet- und Nervensystems des Kopfes zeigt, dass es nicht ganz unberechtigt ist, wenn man die Ausbildung der Lungen bei den beiden Familien der Dipnoer als Unterscheidungsmerkmal genommen hat, wie es der Name Dipneumones ausdrückt.

ausgebildet, ebenso die Augennerven mit ihren Muskeln [1]), der Nervus praeopticus hat ein Ganglion etc. Es ist nicht überflüssig, Argumente für die tiefere Stellung des *Ceratodus* beizubringen, denn es wurde von verschiedenen Autoren noch in jüngster Zeit, z. B. von RABL 1901, für andere Organe, die paarigen Flossen, das Umgekehrte angegeben.

Es ist jedoch nicht ausser Acht zu lassen, dass auch bei *Ceratodus* manche Einrichtungen bestehen, die einen einseitigen Fortschritt gewisser Theile gegenüber den Dipneumones bedeuten. So zeigen die Schuppen eine höhere Differenzirung, vielleicht gerade deshalb, weil das Knochenskelet noch so schwach entwickelt ist. Dann ist als secundär das Tieferwandern der Sinneskanäle mit seinen Folgeerscheinungen zu beurtheilen. Ferner die Abgliederung des Subnasalknorpels von der seitlichen Nasenwand und deren Rudimentärwerden. Auch die enge Vereinigung des Nasale mit dem Frontoparietale ist gegenüber der loseren Verbindung bei den Dipneumones als secundär zu betrachten (vergl. p. 7); sie war aber eine nöthige Folge des Verharrens des Frontoparietale in seiner primitiven Lage. Wir haben hier ein schlagendes Beispiel dafür, dass das Verbleiben eines Organes im ursprünglichen Zustande in der einen Beziehung eine höhere Ausbildung in der anderen nicht nur nicht hindert, sondern geradezu bedingt. In diesem Falle unterliegt es wohl keinerlei Zweifel, dass hier der ursprünglichen Lage des Knochens eine höhere Dignität für die Beurtheilung der Primitivität der Stellung beider Thiere zukommt, als der mehr oder weniger innigen Verbindung mit einem anderen Knochen.

Alle diese Punkte können demnach an unserer Auffassung der höheren Stellung der Dipneumones gegenüber *Ceratodus* nichts ändern [2]). Feststehen dürfte, dass der gemeinschaftliche Vorfahr von *Ceratodus* und den Dipneumones ein noch oberflächlich in der Haut liegendes Sinneskanalsystem hatte; die Differenzirung ging von diesem aus in zwei verschiedenen Richtungen.

Aus den Verhältnissen der Occipitalregion lässt sich übrigens der Zeitpunkt der Trennung der Dipneumones und des *Ceratodus* bestimmen. Beide erwarben noch gemeinsam ihr Knochenskelet, beide gliederten noch einen verknöcherten Neuralbogen an, bei beiden begann eine Rückbildung des 2. Neuralbogens [3]). Dann aber trennten sich die Wege: bei den Dipneumones wurde die Rückbildung complet (vergl. p. 24), bei *Ceratodus* nicht. Ich kann nach alledem auch der von GÜNTHER (p. 552) geäusserten Anschauung, dass *Lepidosiren* sich den Amphibien mehr nähere als *Ceratodus*, auf Grund des Verhaltens des Kopfskelets keineswegs beistimmen.

Es kann bei der engen Uebereinstimmung des Skelet-, Muskel- und Nervensystems der Dipneumones nicht zweifelhaft sein, dass dieselben unter einander nahe verwandt sind, und man wird unter Berücksichtigung dieser drei Systeme für einen gemeinsamen Ursprung von einem in manchem *Ceratodus* ähnlichen Vorfahren eintreten. Man darf daher wohl annehmen, dass DOLLO's Ausspruch (1895, p. 122) „ . . . car il est peu probable qu'il y ait une connexion génétique directe entre *Protopterus* et *Lepidosiren*" sich nicht gegen einen gemeinsamen Ursprung wendet. Der eine seiner Gründe, das Vorkommen von äusseren Kiemen bei *Protopterus*, kommt durch die Auffindung solcher bei *Lepidosiren* in Wegfall; die Villositäten der ventralen Flossen sind für die Beurtheilung der Verwandtschaft von untergeordneter Bedeutung. Sein drittes Argument des entfernten Vorkommens endlich erledigt sich damit, das die Abstammung der Dipneumones von einem *Ceratodus* ähnlichen Vorfahren in eine frühe Zeit fallen kann. Im unteren Keuper bei *C. sturii* finden wir

1) Am Beispiel der Linse kann man die Degeneration der Augen der Dipneumones zahlenmässig belegen. Bei einem *Ceratodus* von 11 cm Kopflänge hatte sie einen Durchmesser von 4,5 mm, bei *Protopterus*, Kopflänge 8 cm, einen Durchmesser von 2 mm und bei *Lepidosiren*, Kopflänge 8 cm, einen Durchmesser von 1 mm. Alle 3 Fische waren in Alkohol conservirt.

2) In der Rückbildung des Knorpelcraniums bei *Protopterus* bestehen bei den verschiedenen Individuen bedeutende Differenzen. So ist Knorpelfortsatz *Es* (WIEDERSHEIM, Taf. VII, Fig. 5) vom Supraoccipitalknorpel weit entfernt, während bei einem meiner Exemplare nur 1 mm Zwischenraum bestand.

3) Es ist nicht ganz unmöglich, dass diese Vorgänge nur ein Ausdruck paralleler Züchtung sind; jedoch halte ich die im Text vertretene Anschauung für weitaus wahrscheinlicher.

schon das Submandibulare (vergl. p. 19), das von den Dipneumones nicht erworben wurde, ausgebildet, und bei ihm sind die Sinneskanäle in die Knochen des Schädeldaches eingebettet, so dass allein dadurch schon eine Ableitung der Dipneumones von ihm nicht möglich ist. Dass eine solche von dem recenten *Ceratodus* nicht angeht, wurde schon p. 73 erörtert. Es muss daher angenommen werden, dass die Dipneumones von einer primitiveren Form, als es *C. sturii* und *forsteri* sind, abstammen. Wenn es nun auch sehr wohl möglich ist, dass primitivere Formen als *Ceratodus* noch in relativ jungen Formationen lebten, so ist eine Abstammung der Dipneumones gerade von diesen doch keineswegs nothwendig.

b) Verhältniss der recenten Dipnoer zu den fossilen.

Durch die Arbeit Traquair's 1878 sind so viele Vergleichspunkte zwischen Ctenodipterinen und den recenten Dipnoern nachgewiesen worden, dass die Möglichkeit einer Verwandtschaft der beiden Gruppen nicht leicht von der Hand zu weisen ist. Zittel (1887—1890) hat dem auch Rechnung getragen, indem er (p. 122—133) die Ctenodipterinen und recenten Dipnoer (Sirenoidea) in der Unterklasse der Dipnoi zusammenfasste, wobei er jedoch p. 124 bemerkt: „Immerhin stehen die Ctenodipterinen nach ihrer ganzen Körperform, nach der Structur ihrer Schuppen und Kopfknochen, nach der Ausbildung der heterocerken Schwanz-, der doppelten Rücken- und der quastenartigen Brust- und Bauchflossen, und durch den Besitz von Jugularplatten den Crossopterygiern mindestens ebenso nahe, als den Dipnoern."

Betreffs der Stellung der recenten Dipnoer zu den fossilen sind es dann namentlich Woodward (1891, p. XX–XXI) und Bridge 1898, auf dessen Ausführungen p. 366—372 hier besonders hingewiesen sei, die in *Ceratodus* den primitivsten Vertreter der Dipnoer sehen. Ganz anders Dollo 1895. Dieser findet in *Dipterus* den primitivsten aller Dipnoer (vergl. namentlich seinen Stammbaum p. 89 und die Erörterungen p. 86—87, 100). Ich kann dieser Ansicht gegenüber, die sich namentlich auf die zeitliche Verbreitung der Dipnoer stützt, nur betonen, dass am Schädel der recenten Dipnoer kein Anhalt dafür besteht, dass hier Knochen verloren gegangen seien. Wir sehen im Gegentheil solche in Bildung und im Wachsen begriffen (p. 17). Der stark betonten Werthschätzung der chronologischen Verbreitung, die so weit geht, dass Dollo angiebt, er sehe von einer Ableitung des *Lepidosiren* von *Protopterus* (die ich auch verwerfe) ab, da es Zeitgenossen seien (p. 88), möchte ich die folgenden Betrachtungen gegenüberstellen, die sich auf den lebenden *Ceratodus forsteri* und auf die zwei relativ bestbekannten fossilen Dipnoer, *Ceratodus sturii* aus dem unteren Keuper und *Ctenodus obliquus* und *tardus* aus dem Perm, beziehen.

	Ceratodus forsteri	*Ceratodus sturii*	*Ctenodus obliquus*
1) Rippen	dünne Knochenscheide	dicke Knochenscheide (Teller, 1891, Taf. IV, Fig. 3)	sehr dicke Knochenscheide (Hancock u. Atthey, 1871, p. 194, *Ctenodus* sp.? Fritsch, 1888, Taf. LXXIX)
2) Kopfrippe	dicker als andere Rippen	viel dicker (Teller, 1891, Taf. IV, Fig. 1)	sehr viel dicker (Fritsch, 1888, Taf. LXXVII)
3) Basalknorpel der Rippen	rein knorpelig	nichts bekannt	knöchern (Fritsch, Taf. LXXXb)
4) Processus spinosi etc.	dünne Knochenscheide	unbekannt	dicke Scheide (Fritsch, Taf. LXXVI)
5) Ceratohyale	schwach verknöchert	unbekannt	stark verknöchert (Fritsch, Taf. LXXI, Fig. 5; Taf. LXXVII, Fig 9?)
6) Cartilago humeri	knorpelig	Knochenbelag	?
7) Deckknochen des Schädeldaches	äusserst dünn	ziemlich dick	sehr mächtig
8) Parasphenoid	mässig dick	sehr mächtig	sehr mächtig
9) Sinneskanäle	fast ganz frei liegend	in seichten Rinnen der Schädelknochen	theilweise tief in Knochen eingesenkt

Nach Fritsch sollen bei *Ctenodus* auch Kiemenbogen und Theile der freien Extremität, welche bei *Ceratodus* rein knorpelig sind, verknöchert sein. Mir erscheint nach Besichtigung der Originale diese Deutung, die Fritsch auch nur mit ? giebt, sehr fraglich.

Aus dieser Zusammenstellung ergiebt sich, dass hier der recente Vertreter der primitivste, der triassische minder primitiv und der perm-carbonische am höchsten differenzirt ist, denn es ist nach meinem Dafürhalten (vergl. dagegen Dollo, meine p. 77) ausgeschlossen, dass in diesen Fällen secundär der Knorpel den Knochen verdrängt habe. Man ersieht daraus, dass der Werth von Ableitungen, die sich nur auf die zeitliche Verbreitung gründen, ein sehr bedingter ist.

Ich habe in der Zusammenstellung No. 1—6 diejenigen Verknöcherungen berücksichtigt, die, im engsten Anschluss an das Knorpelskelet entstanden, auf dessen Form schliessen lassen und somit einigermaassen den Mangel, der in der Nichterhaltung desselben liegt, ersetzen. Hierin kommt den aufgeführten Skeletelementen darum ein viel höherer Werth zu, als den Knochen des Schädeldaches, weil sicher nur das Knorpelskelet von allen Dipnoern s. lat. gemeinsam erworben ist. Die Knochen des Schädeldaches wurden in ihrer Anordnung und Gestalt, aber nicht durch das Chondrocranium beeinflusst, da sie sich zum grossen Theil über dem M. adductor bildeten. Daher kommt es, dass hier das getrennt Erworbene sich in der verschiedensten Weise ausbildete. Deshalb sind zwar Verschiedenheiten der Knochen des Schädeldaches für die Differentialdiagnose zweier nahe verwandter Formen, wie z. B. *C. sturii* und *forsteri*, von hoher Bedeutung, dagegen darf in solchen Verschiedenheiten kein Hinderniss für die Annahme von Verwandtschaften gesehen, noch weniger aber etwa in der höheren Anzahl der Schädeldachknochen bei einigen Formen etwas Primitives gefunden werden.

Dabei kommt es auf das Alter der Knochen gar nicht an. Phylogenetisch ältere Gebilde, wie es wahrscheinlich die Knochen des Schädeldaches sind (vergl. p. 34), werden hier unwichtiger für die Beurtheilung der weiteren Verwandtschaften als die jüngeren Knochen der Wirbelsäule sein. Die Form eines Knochens ist eben nicht bestimmt durch eine gerade Fläche, wie Schädeldach, Kiemenseptum etc.; beeinflusst wird die ganze Gestalt durch krumme Flächen, die meist eine cylindrische und kegelförmige Erscheinungsform zeigen. In welcher Weise das Sinneskanalsystem die Anlage von Knochen beeinflusst, wurde p. 17—21 besprochen.

Aus den eben erörterten Gründen sind die Operculärknochen für den Vergleich von geringer Bedeutung. Bei ihnen besteht zwar eine Beziehung zum Primordialskelet (vergl. p. 67—68), aber Grösse und Gestalt wird durch diese nicht vorgeschrieben [1]).

Kommt es freilich darauf an, ganz enge Verwandtschaften zu constatiren, dann treten die Knochen des Schädeldaches in ihr Recht. Wenn nämlich auf einem sehr wenig gegliederten Knorpeldach oder über Muskelmassen sich ganz gleich angeordnete Knochen finden, dann müssen wir für diese eine gemeinsame Abkunft annehmen, denn die Wahrscheinlichkeit, dass auf einer nicht beeinflussenden Unterlage sich zweimal unabhängig dieselbe Vergesellschaftung einer Anzahl von Knochen besonders ausgebildet habe, ist gering.

Darum namentlich halte ich *Ctenodus obliquus* und *Ceratodus* für sehr nahe Verwandte.

Diese nahe Verwandtschaft kommt auch in der Zusammenstellung auf p. 74 zum Ausdruck. Ausser den dort angeführten Uebereinstimmungen muss namentlich die grosse Aehnlichkeit des Squamosum hervorgehoben werden (vergl. Fritsch, 1888, p. 75), ferner die des Occipitale laterale (siehe p. 27) und die der Schuppen. Die verschiedene Ausbildung der Zähne kommt nur als Differentialmerkmal für engere

1) Auf die Dentition gehe ich hier nicht ein, weil ihre Bedeutung für die Phylogenie sehr verschieden beurtheilt wird.

Gruppen in Betracht. Von allen hinreichend bekannten fossilen Dipnoern steht *Ctenodus obliquus Ceratodus* am nächsten. Aehnliche Anschauungen vertritt auch FRITSCH (1888, p. 1)[1]).

Auf die Vergleichung mit anderen fossilen Formen gehe ich nicht näher ein, weil diese zu unvollkommen bekannt sind; meist sind gerade nur die Zähne und Knochen des Schädeldaches erhalten. Auf eines muss ich jedoch hinweisen, da es im Zusammenhang mit der von mir angenommenen Verwandtschaft von *Ceratodus* mit *Ctenodus obliquus* steht. Ist eine solche nahe Verwandtschaft auch mit *Ctenodus tuberculatus* und *cristatus* aus dem Carbon vorhanden? Oder anders gesagt, ist das Genus *Ctenodus* ein einheitliches?

Es kommen für die Beurtheilung von gut erhaltenen Skelettheilen nur das Schädeldach und die Zähne nebst zugehörigen Knochen der carbonischen Formen in Betracht, also gerade keine einwandfreien Gebilde. Mit dem Schädeldach des *Ct. obliquus* ist bei dessen mangelhafter Erhaltung überdies kein genauer Vergleich möglich. Es beschränkt sich daher die Vergleichung auf die Zahnplatten. Diese aber sind zwar dem Habitus nach ähnlich, zeigen jedoch in der Zahl der Leisten bedeutende Divergenzen.

Es steht somit die Einheitlichkeit des Genus *Ctenodus* bisher auf schwachen Füssen. Dagegen zeigen die erwähnten beiden carbonischen Ctenodontiden auf Grund ihres Schädeldaches Beziehungen zu dem devonischen *Dipterus*, worauf schon HANCOCK und ATTHEY (1871, p. 193) hinwiesen. Es ist schwer, die enge Uebereinstimmung, welche klar zu Tage tritt, wenn man z. B. WOODWARD's Abbildung von *Ctenodus cristatus* (1891, Plate IV) mit der des *Dipterus platycephalus* (ZITTEL, 1895, Fig. 1492 A) vergleicht, durch Convergenz zu erklären. Auch die Zahl der Zahnleisten (12), der Pterygopalatinzähne von *Ctenodus tuberculatus* und *Dipterus valenciennesi* (*platycephalus*) stimmt überein (vergl. ZITTEL, Fig. 1492 B und 1493). Es scheinen somit nach den bischer bekannten Daten *Ctenodus cristatus* und *tuberculatus* dem *Dipterus platycephalus* nahe zu stehen, andererseits *Ctenodus obliquus* dem *Ceratodus*.

Nehmen wir aber an, spätere Funde würden die Zusammenfassung der verschiedenen *Ctenodus*-Arten rechtfertigen, so wäre eines doch sicher, dass *Ctenodus* und namentlich *Dipterus* weit höher differenzirt sind als *Ceratodus*. TRAQUAIR's bekannte Ausführungen über die starke Verknöcherung des *Dipterus*-Schädels wurde schon von verschiedenen Autoren im richtigen Sinne gewürdigt. Ich möchte hier nur noch daran erinnern, dass HANCOCK und ATTHEY (1871, p. 192) auch auf Ossificationen der Wirbel hinwiesen.

Nachdem in jeder Beziehung *Ceratodus* als der primitivere erkannt ist, muss auch die Annahme DOLLO's, dass die Heterocerkie bei *Dipterus* etwas Primitives bedeute, fallen. Der Schwanz von *Ceratodus* zeigt zwar gewiss Rückbildungen; für eine ehemalige Heterocerkie bei ihm ist aber kein Beweis erbracht. Ich kann nach alledem, falls überhaupt eine Verwandtschaft zwischen *Dipterus* und den recenten Dipnoern besteht, diese im Gegensatz zu DOLLO nur im Sinne von WOODWARD und BRIDGE auffassen.

c) Zurückweisung einer Ableitung der Dipnoer von den Crossopterygiern.

Wenn aber *Ceratodus* der primitivste der bekannten Dipnoer ist, dann muss auch die Ableitung von den uns bekannten Crossopterygiern aufs schwerste erschüttert werden.

Von den Gründen, die DOLLO (p. 104 u. 105) für diese Ableitung der Dipnoer anführt, greife ich nur die das Kopfskelet betreffenden heraus und habe gegenüber den Punkten 6—8, 10, 12, 13 Folgendes zu bemerken: Für eine ehemalige Existenz von Jugularplatten geben die Verhältnisse der intermandibulären

1) Erwähnt sei auch FRITSCH's Beobachtung, dass man bei *Ctenodus obliquus* ebenso wie bei *Ceratodus* nicht selten geheilte Rippenbrüche antrifft.

Muskulatur keinerlei Beweis und keinerlei Wahrscheinlichkeit. Der Opercularapparat ist bei *Ceratodus* erst in der Entwickelung begriffen, seine starke Rückbildung bei den Dipneumones ist nur der Anpassung an eine specielle Lebensweise zu danken und ohne phylogenetische Bedeutung. Ebenso stellen sich die Suborbitalknochen als relativ junge Erwerbungen dar. Dass mit einer Bezahnung versehene prämaxillare und supramaxillare Knochen bei *Ceratodus* bestanden hätten, entbehrt der Begründung. Desgleichen ist es ausgeschlossen, dass einst die Mandibel der Vorfahren von *Ceratodus* vollständig verknöchert war.

Auch mit Punkt 13 kann ich mich nicht einverstanden erklären. Sowohl Dollo (1895, p. 109 u. 110) wie Bridge (1898, p. 371—372) geben an, dass die Autostylie secundär aus der Hyostylie hervorgegangen sei. Da nun nach Gegenbaur's Untersuchung 1872 (vergl. K. Fürbringer, 1903, p. 381—394) es wohl keinem Zweifel mehr unterliegt, dass der Kieferbogen aus einem Visceralbogen hervorging, müssen wir als den allerprimitivsten Zustand doch einen solchen annehmen, wo der Mandibularbogen und der Hyoidbogen gesondert am Cranium articulirten (primäre Autostylie). Dass aber der autostyle Schädel der Dipnoer und der Holocephalen, an dessen Autostylie mit Unrecht noch von Manchem gezweifelt wird, nicht direct von dieser primären Autostylie, sondern erst auf einem Umwege, aus der Hyostylie, erworben wurde, das ist nicht bewiesen. Gerade das Vorkommen bei einem so primitiven Knorpelfisch und bei demjenigen mit Knochen versehenen, der von allen das primitivste Knorpelcranium bewahrt hat, müsste zur Vorsicht mahnen. Die Angabe von Bridge, dass man aus dem Vorhandensein eines Hyomandibulare bei *Ceratodus* auf die Hyostylie von dessen Vorfahren schliessen dürfte, halte ich nicht für überzeugend, gerade so gut konnte es auch erhalten bleiben, nur weil es einst das sehr mächtige Hyoid aufhängen musste. Auch die Lage beim Embryo (Taf. XL u. XLI, Fig. 42) ist für die primäre Hyostylie nicht gerade günstig. Höchstens könnte man bei *Ceratodus* und *Chimaera* eine ehemalige Amphistylie wie bei *Cestracion* annehmen; aber auch für eine solche lässt sich vergleichend-anatomisch wie embryologisch keinerlei Beweis erbringen.

d) Beziehungen der Dipnoer zu Pleuracanthiden, Selachiern und Holocephalen.

Ich muss hiernach die Ableitung der Dipnoer von den Crossopterygiern, die sich namentlich auf diese supponirte Hyostylie stützt, als gescheitert betrachten. Es kommen von den bekannten Fischen nur die Selachier, Pleuracanthiden und Holocephalen in Betracht. Von diesen sind die uns bekannten, auch die alten Pleuracanthiden, für Vorfahren der Dipnoer zu stark differenzirt; dagegen scheinen keine Hindernisse für eine Ableitung von gemeinsamen Vorfahren zu bestehen. Es braucht sogar, nachdem ich p. 61—63 nachgewiesen, dass keinem der bekannten Dipnoer ein 6. Kiemenbogen zukommt, auf gar keine allzu primitive Form zurückgegangen zu werden. Von Vergleichsmomenten, die meine Untersuchungen erbrachten, will ich nur an das Vorkommen eines M. interbranchialis und M. levator arcuum visceralium erinnern. Ferner constatirte ich, wie Sewertzoff, bei *Ceratodus*-Embryonen die Anlage einer Spritzlochspalte.

Die Beweisführung seitens O. Reis, dass bei Pleuracanthiden keine Spritzlochknorpel vorkommen könnten, hat gewiss manches für sich. Für die Notidaniden gab Gegenbaur 1872 schon eine ähnliche Erklärung; jedoch scheint, nachdem ich bei *Chlamydoselachus*, für den man das Fehlen auf gleiche Weise begründete, 1903 (p. 389, Taf. XVI, Fig. 7) ein Rudiment nachwies, äusserste Vorsicht geboten. Eine Beziehung der Art, dass engen Kiemenspalten ein weites Spritzloch entsprechen soll, scheint mir nicht durchgängig gewahrt zu sein. Auch der bestimmten Behauptung von O. Reis, dass die unpaare Flosse der Pleuracanthiden keine primitive Flossenform zeigt, kann ich in keinerlei Weise beistimmen. Gerade diese noch

fast einheitliche, wenig differenzirte Flosse liefert ein nicht unwichtiges Vergleichsmoment mit den Dipnoern. Auch die Ausbildung der oberen Bogen bei Pleuracanthiden und Dipnoern zeigt manche Aehnlichkeit. Das von Reis (1897, p. 93) über die Organisation der Pleuracanthiden Gesagte enthält, wie mir scheint, manches richtige, nur halte ich die extreme Umbildung für zu stark betont. Gerade deshalb, weil die Pleuracanthiden in ihren abnormen Lebensverhältnissen wenig Concurrenten hatten, brauchten an vielen Organen im Kampf ums Dasein keine wichtigen Umgestaltungen vor sich zu geben. Wie bei den Dipnoern, glaube ich, lässt sich auch bei ihnen zeigen, dass von zwei Organen, von denen gleichzeitig das eine Rückbildungen eingeht, das andere im Kampf ums Dasein weiter entwickelt wird, nach einer Spanne Zeit das in Rückbildung begriffene noch mehr an den Ausgangspunkt errinnern kann, als das weiter entwickelte. Wenn nun auch einseitig verfahren würde, falls man die Pleuracanthiden als Stammformen [1]) der Dipnoer ansähe, so glaube ich doch, dass die zwischen beiden bestehenden Aehnlichkeiten (Axenskelet, unpaare Flosse, etc.) nicht nur als Convergenzerscheinungen unter gleichen Bedingungen lebender, ursprünglich differenter Formen zu deuten sind. Es scheint mir vielmehr, dass die einheitliche unpaare Flosse [2]) und die stark ausgebildeten oberen Bogen für die Phylogenese dieser beiden Abtheilungen zu beachten sind. Dass eine solche gemeinsame Stammform keineswegs den Pleuracanthiden näher gestanden haben muss als den Dipnoern [3]), erhellt z. B. daraus, dass wir bei ersteren schon eine ausgesprochene Hyostylie finden. Wenn Reis (p. 82—84) die Ausbildung der Hyostylie bei den Pleuracanthiden als eine Correlation zum Auftreten des Kopfstachels ansieht, so erscheint mir das sehr gewagt; bei vielen recenten Selachiern, die ja alle eines Kopfstachels entbehren, ist Hyostylie in ganz gleicher Weise ausgebildet.

An eine Ableitung von Selachiern s. str. ist nach allem, was wir von deren Organisation kennen, nicht zu denken. Abgesehen von der hier trotz mancher Varianten schon sehr festgelegten Form des Axenskelets und den starken Reductionen und Differenzirungen des unpaaren Flossenskelets spricht z. B. das Vorhandensein des Nervus praeopticus bei den Dipnoern entschieden dagegen. Auch die Entwickelung des Craniums ist (nach Sewertzoff) eine differente.

Auch die Holocephalen scheinen mir von den Prodipnoern trotz mancher Analogien (Verschmelzung des Palatoquadratum mit dem Cranium, starke Ausbildung des Flossenstachels der ersten Dorsalis) weiter abzustehen als die Pleuracanthiden.

Auf eine ausführliche Discussion der Beziehungen der Dipnoer zu den Selachiern s. lat. einzugehen, liegt nicht in der Absicht dieser Arbeit.

---

1) Auch Döderlein 1889, dessen Ausführungen ich sonst in vielen Punkten zustimme, scheint mir vielleicht etwas zu weit gegangen zu sein, wenn er p. 127 sagt, dass *Pleuracanthus* der gemeinsamen Stammform aller Fische am nächsten steht. Für manche Organe trifft das gewiss zu; aber die starke Ausbildung des Kopfstachels, die Fünfzahl der Kiemenbogen, die eingeleitete Hyostylie u. a. ist auch zu berücksichtigen.

2) Die paarigen Flossen liess ich bei der Vergleichung aus dem Spiel, da bekanntlich zwischen den verschiedenen Forschern noch keine Einigung erreicht ist, ob wir es hier mit einer sehr ursprünglichen Flossenform zu thun haben oder mit einer ganz specialisirten Anpassungserscheinung an eine Lebensweise auf schlammigem Boden (Jaekel) oder mit einer Flosse, die, von denen anderer Selachier in keiner Weise principiell verschieden, „zufällig" biseriale Form hat. Die letztere Ansicht, die z. B. auch von Reis angenommen wurde, scheint mir einer Diskussion werth.

3) Da das Knorpelcranium des *Ceratodus* von dem der Pleuracanthiden nicht unwesentlich differirt, wäre es müssig, hier Betrachtungen anzustellen, welches das primitivere sei. Auf keinen Fall wird man sagen dürfen: weil mit dem Knorpelcranium des *Ceratodus* Knochen in Beziehung treten, ist es minder primitiv. In manchen Fällen dürfte gerade das durch Knochen umscheidete und so in seiner Form mehr oder weniger festgelegte Knorpelskelet, da es hiermit vor äusseren Einwirkungen geschützt und mechanischen Agentien etwas mehr entzogen wird, in seiner durch die Knochenscheiden bedingten grösseren Widerstandsfähigkeit geringeren Wandlungen unterworfen sein, als das von Knochen nicht bedeckte und damit mechanischen Einflüssen gegenüber viel labilere Knorpelskelet. Natürlich ist hier nur von Formen die Rede, bei denen das Primordialcranium noch in grösserer Ausdehnung persistirt.

e) Beziehungen zu den Amphibien.

Bezüglich der Ableitung der Amphibien von den Dipnoern, die von vielen Forschern, ich erwähne hier nur Haeckel, M. Fürbringer, Gr. Kerr, Bridge und Semon, befürwortet wird, möchte ich bemerken, dass mir die Untersuchung des Knochensystems des Schädels hierfür keine directen Beweise ergab. Die Schädelknochen dürften vielmehr von den Dipnoern und Amphibien separat erworben sein. Den vielen Aehnlichkeiten, die sich beim Vergleich des knöchernen Kopfskelets mancher Urodelen (z. B. *Cryptobranchus* und *Menobranchus*) ergeben, stehen so viel principielle Differenzen gegenüber, dass sehr wohl an eine durch parallele Züchtung auf gleicher knorpliger Grundlage entstandene Analogie zu denken ist, wie das auch einer betreffs der Fische von Professor R. Hertwig mehrfach im Gespräch geäusserten Ansicht entspricht. Namentlich ist eine Abstammung der von vielen als sehr primitive Amphibien angesehenen Stegocephalen von den Dipnoern auf Grund der Schädeldachknochen nicht zu befürworten. Der knöcherne Stegocephalenschädel zeigt, wie von verschiedenen Forschern hervorgehoben wurde, grosse Aehnlichkeiten mit dem des *Polypterus*. Unrichtig wäre es aber, daraus in einseitiger Weise auf eine Abstammung des Amphibienstammes von den Crossopterygiern, die ja namentlich von Cope, Kingsley, Pollard und Dollo vertreten wird, zu schliessen. Denn abgesehen von anderen Organsystemen (vergl. namentlich die werthvolle Uebersicht Semon's, 1901), ist es gerade das knorpelige Primordialcranium der Dipnoer, welches mit dem der Amphibien eine Uebereinstimmung zeigt, die sich auch in dem Modus der Entwickelung (vergl. Semon, 1901, und Sewertzoff, 1902, p. 595 und 596) äussert. Ich möchte hier besonders auch auf die engen Beziehungen des Hyomandibulare zur Ohrkapsel bei den Dipnoern hinweisen, von denen sich leicht die Verhältnisse der Columella der Amphibien ableiten liessen. Pinkus hat im Verhalten des R. lateralis profundus vagi des *Protopterus*, der nach ihm am Hals und vorderen Rumpftheil keine Seitenäste zur Seitenlinie abgeben soll, eine Parallele zu *Proteus anguineus* gesehen; dies ist nicht richtig, denn ich konnte bei allen drei Dipnoern solche Seitenäste nachweisen.

Wenn wir somit keine bestimmte Ordnung der Amphibien von den Dipnoern ableiten können, so ergiebt sich daraus noch durchaus kein Einwand gegen eine Abstammung von den Dipnoern überhaupt, nur dürfte diese Abzweigung schon zu einer Zeit stattgefunden haben, als diese Urdipnoer noch keine Knochen entwickelt hatten; es erklären sich hieraus auch alle Misserfolge, welche die Ableitungen des knöchernen Craniums der Amphibien von dem der Dipnoer hatten. Ob wir die Aehnlichkeit des Craniums der Stegocephalen mit dem des *Polypterus* als Convergenzerscheinung anzusehen haben, die bei einer einseitig differenzirten Gruppe der Amphibien auftrat, oder, was mir aber recht unwahrscheinlich vorkommt, ob die Stegocephalen von den Crossopterygiern mit schon ausgebildetem Knochenskelet abstammen, so dass die Klasse der Amphibien eine polyphyletische wäre, darauf kann ich hier nicht eingehen.

Jedenfalls aber kann ich Semon nur Recht geben, wenn er (1901, p. 187) sagt: „ . . . . . dass die Klasse der Dipnoer diejenige Klasse ist, die den Amphibien verwandtschaftlich weitaus am nächsten steht."

Literatur.

Allis jr., E. Ph., The anatomy aud development of the lateral line system in *Amia calva*. Journ. of Morph., Vol. II, No. 3, April, 1889.

—, The premaxillary and maxillary bones and the maxillary and mandibular breathing valves of *Polypterus bichir*. Anat. Anz., Bd. XVIII, 1900.

—, On certain features of the lateral canals and cranial bones of *Polyodon folium*. Zool. Jahrb., Bd. XVII, Heft 4, 1903.

Ayers, H., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Dipnoer. Jena. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XVIII (N. F. Bd. II), 1885.

—, On the genera of the Dipnoi Dipneumones. American Naturalist, Vol. XXVII, Nov. 1893, p. 919—932.

Balfour, F. M., and Parker, W. N., On the structure and development of *Lepidosteus*. Philosophical Transact. of the Royal Society, Part 2, 1882.

Baur, G., Ueber *Lepidosiren paradoxa* Fitzinger. Zool. Jahrb., Bd. II, 1887.

Beauregard, H., Encéphale et nerfs crâniens du *Ceratodus forsteri*. Journ. de l'Anatomie et de la Physiologie, Paris 1881.

Bischoff, Th. L. W., *Lepidosiren paradoxa*, anatomisch untersucht und beschrieben, Leipzig 1840.

Boas, E. V., Ueber Herz und Arterienbogen bei *Ceratodus* und *Protopterus*. Morph. Jahrb., Bd. VI, 1880.

Braus, H., Ueber die Innervation der paarigen Extremitäten bei Selachiern, Holocephalen und Dipnoern. Jena. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXI (N. F. Bd. XXIV), 1898.

—, Die Muskeln und Nerven der *Ceratodus*-Flosse. Ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie der freien Gliedmaasse bei niederen Fischen und zur Archipterygiumtheorie. Semon's Zool. Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, Bd. I, Lief. 3, 1900 (1901).

—, Thatsächliches aus der Entwickelung des Extremitätenskelets bei den niedersten Formen. Festschr. f. Haeckel, Jena 1904.

—, Die Entwickelung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskelets. Handb. d. vergl. u. exp. Entw., v. Hertwig, Jena 1904.

Bridge, T. W., On the morphology of the skull in Paraguayan *Lepidosiren* and in other Dipnoids. Trans. Zool. Soc. London, Vol. 14, 1898.

Brongniart, Ch., Sur un nouveau Poisson fossile du terrain houiller de Commentry (Allier), *Pleuracanthus gaudryi*. Bulletin de la Soc. géologique de France, 1888, Sér. 3, T. XVI.

Brown, C., Ueber das Genus *Hybodus* und seine systematische Stellung. Palaeontogr., Bd. XLVI, Stuttgart 1900.

Burckhardt, R., Das Centralnervensystem von *Protopterus annectens*. Eine vergleichend-anatomische Studie, Berlin R. Friedländer & Sohn, 1892.

Cobbold, T. S., On the cranial bones of *Lepidosiren* (*Protopterus*) *annectens*. Proc. Zool. Soc. London, 1862.

Cope, E. P., On the structure of the skull in the Elasmobranch genus *Didymodus*. Am. Philosoph. Soc. Philadelphia, 1884.

Credner, H., Die Stegocephalen aus dem Rothliegenden des Plauenschen Grundes. Zeitschr. d. Deutschen geolog. Gesellsch., Berlin, 1881—1893.

Dean, B., Fishes living and fossil, New York 1895.

Döderlein, L., Das Skelet von *Pleuracanthus*. Zool. Anz., Bd. XII, 1889.

Dollo, L. Sur la phylogénie des Dipneustes. Bull. Soc. Belge de Géologie, T. T, 1895.

Drüner, C., Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen. Theil I. Zool. Jahrb. 1901.

Fritsch, A., Fauna der Gaskohle etc. Böhmens, Bd. I—III, Prag 1883—1895.

Fürbringer, K., Beiträge zur Kenntniss des Visceralskelets der Selachier. Morph. Jahrb., Bd. XXXI, Heft 2 u. 3, Leipzig, 1903.

—, Ueber einige Beobachtungen am Dipnoerkopf. Anat. Anz., Bd. XXIV, Jena 1904.

Fürbringer, M., Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie, Festschr. f. C. Gegenbaur, Bd. III, Leipzig 1897.

Gadow, H., On the modification of the first and second visceral arches, with special reference to the homologies of the auditory ossicles. Phil. Trans. R. Soc. London, Vol. CLXXIX B, 1888.

Garman, S., *Chlamydoselachus anguineus* Garm. Bull. of the Mus. of Comp. Zoology Harvard College, Cambridge 1885.

Gaupp, E., Die Metamerie des Schädels. Sonder-Abdr. aus Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgeschichte, Bd. VII, 1897, Wiesbaden 1898.

Gegenbaur, C., Vergl. Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen, Bd. I, Leipzig 1898; Bd. II, 1901.

—, Ueber die Occipitalregion und die ihr benachbarten Wirbel der Fische. Festschr. f. Kölliker, Leipzig 1887.

Göppert, E., Der Kehlkopf von *Protopterus annectens* (Owen). Festschr. f. E. Haeckel, Jena 1904.

Günther, A., Description of *Ceratodus*, a genus of Ganoid fishes, recently discovered in rivers of Qeensland. Phil. Trans. R. Soc., Vof. CLXI, 1871.

Haeckel, E., Zur Phylogenie der australischen Fauna. Semon's Zool. Forschungsreisen in Australien etc., Bd. I, Lief. 1, Jena 1893.

—, Systematische Phylogenie der Wirbelthiere. Dritter Theil des Entwurfs einer systematischen Stammesgeschichte, Berlin, G. Reimer, 1895.

Hancock, A., and Atthey, Th., A few remarks on *Dipterus* and *Ctenodus*, and on their relationship to *Ceratodus forsteri* Krefft. Annals and Magaz. of Natural History, No. 37, Jan. 1871, p. 190.

Hasse, C., Das natürliche System der Elasmobranchier auf Grundlage des Baues und der Entwicklung der Wirbelsäule, Jena 1879—1882.

—, Beiträge zur allgemeinen Stammesgeschichte der Wirbeltiere, Jena 1883.

Haswell, W. A., Studies on the Elasmobranch skeleton. Proc. Linn. Soc. of N. S. Wales, Vol. IX, Sydney 1884.

Helbing, H., Beiträge zur Anatomie und Systematik der Lämargiden. Anat. Anz., Bd. XXI, 1902.

Hertwig, O., Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle. Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. XI, 1874.

Humphry, G. M., The muscles of *Ceratodus*. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. VI, Cambridge and London 1872.

—, The muscles of *Lepidosiren annectens* with the cranial nerves. Ibid. Vol. VI, Cambridge and London 1872.

Huxley, T. H., Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere (übersetzt von E. Ratzel), Breslau 1873.

—, On *Ceratodus forsteri*, with observations on the classification of Fishes. Proc. Zool. Soc. London, 1876.

Hyrtl, Jos., *Lepidosiren paradoxa*, Monographie. Aus den Abhandlungen K. Böhm. Ges., 5. F., Bd. III, Prag 1845.

Jaekel, O., Ueber die Organisation der Pleuracanthiden. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Fr. zu Berlin, 1895.

Jaquet, M., Contribution à l'anatomie comparée des systèmes squelettaire et musculaire de *Chimaera collei*, *Callorhynchus antarcticus*, *Spinax niger*, *Protopterus annectens*, *Ceratodus forsteri* et *Axolotl*. Arch. Sc. méd. de Bucarest, T. II, Paris 1897; T. III, 1898; T. IV, 1899; T. V, 1899.

Kingsbury, B. B., The lateral line system of sense organs in some American Amphibians and comparison with the Dipnoans. Trans. Amer. Micr. Soc., Vol. XVII, 1896.

Klaatsch, H., Ueber die Wirbelsäule der Dipnoer. Verh. d. Anat. Gesellsch. Göttingen 21.—24. Mai 1893.

Koken, E., Ueber *Pleuracanthus* Ag. oder *Xenacanthus* Beyr. Sitzungsber. Gesellsch. naturf. Fr. zu Berlin, 1889.

Mayer, Paul, Die unpaaren Flossen der Selachier. Mittheil. d. zoolog. Station zu Neapel, Bd. VI, Heft 2, 1885.

Miall, L. C., Monograph of the Sirenoid and Crossopterygian Ganoids. Palaeontogr. Soc., Vol. XXXII, 1878.

Mivart, St. S., Notes on the fins of the Elasmobranches etc. Transact. Zoolog. Soc. London, 1879.

Parker, W. N., On the anatomy and physiology of *Protopterus annectens*. Trans. R. Irish Acad., Vol. XXX, 1892.

Peters, W., Ueber einen dem *Lepidosiren annectens* verwandten Fisch von Quillimane. Müller's Arch., Berlin 1845.

Pinkus, F., Die Hirnnerven von *Protopterus annectens*. Morph. Arbeiten v. G. Schwalbe, Jena 1894.

Pollard, H. B., On the anatomy and phylogenetic position of *Polypterus*. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. u. Ontog. Bd. V, 1892.

—, The oral cirri of Siluroids and the origin of the head in Vertebrates. Ibid. Bd. VIII, Heft 4, Jena 1895.

—, The suspension ol the jaws in Fish. Anat. Anz., Bd. X, (1894) 1895.

Reis, O. M., Das Skelet der Pleuracanthiden und ihre systematischen Beziehungen. Abh. Senckenbergischen Naturf. Gesellsch., Bd. XX, Frankfurt 1903.

Ridewood, W. G., On the hyoid arch of *Ceratodus*. Proc. Zool. Soc. London, 1894.

Röse, C., Ueber Zahnbau und Zahnwechsel der Dipnoer. Anat. Anz., 7. Jahrg., 1892.

Ruge, G., Ueber das peripherische Gebiet des Nervus facialis bei Wirbelthieren. Festschr. f. Gegenbaur, Leipzig, 1897.

Sagemehl, M., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. IV. Das Cranium der Cyprinoiden. Morph. Jahrb., Bd. XVII, Leipzig 1891.

Semon, R., Die äussere Entwickelung des *Ceratodus forsteri*. Semon's Zool. Forschungsreisen in Australien etc., Bd. I, Lief. 1, 1893.

—, Die Zahnentwickelung des *Ceratodus forsteri*. Ibid. Bd. I, Lief. 3, 1901 (separat hg. 1899).

—, Ueber das Verwandtschaftsverhältniss der Dipnoer und Amphibien. Zool. Anz., Bd. XXIV, 1901).

Sewertzoff, A. N., Zur Entwickelung des *Ceratodus forsteri*. Anat. Anz., Bd. XXI, 1902.

Spencer, W. B., Contribution to our knowledge of *Ceratodus*. Part 1. The blood vessels. Macleay Memorial Volume, Sydney, 1893.

Strasser, H., Zur Lehre von der Ortsbewegung der Fische, Stuttgart 1882.

Teller, F., Ueber den Schädel eines fossilen Dipnoers, *Ceratodus* n. sp. aus den oberen Schichten der Trias der Nordalpen. Abh. d. k. k. Geol. Reichsanstalt, Bd. XV, Heft 3, Wien 1891.

Traquair, R. H., On the genera *Dipterus, Palaedaphus, Holodus* and *Cheirodus*. Ann. and Mag. Nat. Hist., Vol. II, 1878.

Wiedersheim, R., Das Skelet- und Nervensystem von *Lepidosiren* (*Protopterus*) *annectens*. Jena. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XIV, 1880. Separat als Morphol. Studien, Jena 1880.

—, Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, 1902.

—, Ueber das Vorkommen eines Kehlkopfes bei Ganoiden und Dipnoern sowie über die Phylogenie der Lunge. Zool. Jahrb., 1904.

van Wijhe, J. W., Ueber das Visceralskelet und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von *Ceratodus*. Niederl. Arch. f. Zool., Vol. III, Leiden 1882.

Winkler, T. C., Description de quelques restes des poissons fossiles des terrains triasiques des environs de Wurzbourg. Archives du Musée Teyler, T. V, Part 1, 1878.

Winslow, Guy M., The Chondrocranium in the Ichthyopsida. Tufts College Studies, No. 5. Tufts College Mass, March 1898.

Woodward, A. S., Catalogue of the fossil Fishes in the British Museum, Pt. 2, London 1891.

v. Zittel, K. A., Ueber *Ceratodus*. Sitzungsberichte Akad. d. Wissensch., mathem.-phys. Klasse, 1886.

—, Handbuch der: Paläontologie: Paläozoologie, Bd. III, München und Leipzig 1887—1890.

Ein vollständiges Verzeichniss der zahlreichen anderen Arbeiten über die Dipnoer findet sich in Semon's Normentafeln des *Ceratodus*, Jena 1901.

Lebenslauf.

Ich, Verfasser dieser Arbeit, KARL FÜRBRINGER, evangelischer Confession, wurde am 1. März 1882 in Amsterdam, als Sohn des Universitätsprofessors MAX FÜRBRINGER, jetzt in Heidelberg, geboren. Meine wissenschaftliche Vorbildung erhielt ich am Gymnasium Carolo-Alexandrinum in Jena, das ich im Herbst 1900 mit dem Zeugniss der Reife verliess. Ich bezog dann im Winter 1900/01 die Universität Lausanne, um Medicin und Naturwissenschaften zu studiren. Sommersemester 1901 bis Sommersemester 1902 studirte ich in Heidelberg und bestand hier die medicinische Vorprüfung. Wintersemester 1902/03 und Sommersemester 1903 setzte ich mein Studium in München fort.

Während meines Studiums besuchte ich die Vorlesungen, Kliniken und Curse folgender Herren:

in Lausanne: BLANC, BRUNNER, BUGNION, H. DUFOUR, J. DUFOUR, MAURER, ROUD;

in Heidelberg: BRAUS, BÜTSCHLI, CURTIUS, FISCHER, FÜRBRINGER, GÖPPERT, KAHLE, KÖHLER, KOSSEL, MARCKS, NEUMANN, PFITZER, QUINCKE, ROSENBUSCH, SALOMON, SCHUBERG;

in München: v. ANGERER, GOEBEL, HERTWIG, MAAS, MÜLLER, ROTHPLETZ, v. ZITTEL.

Allen diesen meinen hochverehrten Lehrern spreche ich meinen ergebensten Dank aus.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2800

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.